5

Mecánica de las envolturas fluidas

Las envolturas de la Tierra, la atmósfera y la hidrosfera, constituyen el medio en que se desenvuelve la vida. Manifiestan una serie de propiedades mecánicas comparables que resultan de su naturaleza fluida común; la interfase entre el aire y el agua tiene características únicas de interés ecológico, finalmente la atmósfera y los océanos combinados constituyen una máquina térmica y el transporte de calor y movimiento que en ella se efectúa define muchas características locales que afectan a la distribución de la vida sobre la Tierra. Después de estudiar la composición de las envolturas fluidas (caps. 2 y 3) y la energía radiante que reciben (cap. 4), quedan por examinar ahora algunos aspectos mecánicos particularmente interesantes en ecología.

PROPIEDADES MECÁNICAS

Densidad y compresibilidad

A 0°C la densidad del agua es 773 veces mayor que la del aire a presión atmosférica normal y facilita en la misma medida la suspensión de los organismos, a la vez que se opone a su movimiento en un grado parecido.

La densidad del agua es función de la temperatura, salinidad y presión, función que presenta anomalías en relación con las distintas formas de agregación molecular (pág. 17; el agua pura tiene la máxima densidad a 4°C). En las aguas «dulces», la densidad depende en primer lugar de la temperatura. En las aguas marinas no se puede prescindir de las otras variables. La densidad es un parámetro importantísimo en el estudio del mar, porque es la base para conocer las distribuciones de masa con las que han de estar en equilibrio las corrientes marinas. En otras palabras, las corrientes marinas se calculan indirectamente en función de la distribución de la densidad, y este proceder requiere medidas simultáneas y muy precisas de la temperatura y de la salinidad, en puntos bien definidos, tanto geográficamente como en relación con la profundidad.

Usualmente, en oceanografía, en vez de densidad (ρ) se emplea como abreviatura de expresión conveniente σ, definida de modo que $\sigma = 1000(\rho - 1)$. Así una densidad de 1,0267 se escribe, sencillamente,

$\sigma = 26{,}7$. El valor de σ, prescindiendo de la presión, se puede considerar a 0°C o a la temperatura real, t. Es obvio que $\sigma_o = f(S) = f(Cl)$. Los valores de σ_o para diferentes valores de la salinidad (o clorinidad), interpolados por medio de una función de tercer grado, pueden encontrarse en las tablas de Knudsen. Para una temperatura distinta de cero, $\sigma_t = \sigma_o - D$, siendo D una función de t y de σ_o que está asimismo tabulada. Una vez conocido σ_t y la profundidad en metros de donde procede la muestra, se puede calcular la influencia de la presión y la densidad *in situ*.

El recíproco de la densidad es el volumen específico, $\alpha = 1/\rho$. En hidrografía resulta práctico trabajar con la *anomalía del volumen específico*, ϑ; que es igual al volumen específico real menos el volumen específico de agua de 35 por mil de salinidad, a temperatura de 0°C y colocada a la misma profundidad. $\vartheta = \alpha_{t,s,p} - \alpha_{0,35,p}$.

Los fluidos son compresibles. El volumen del agua disminuye aproximadamente en 40 millonésimas por cada bar de presión. Con la compresión el agua se calienta algo. Si el cambio de presión se hace de manera que no exista ganancia ni pérdida de calor —o de salinidad— por intercambio con las masas de fluidos circundantes, se dice que el cambio es adiabático. Si una masa de agua que tiene *in situ*, a la profundidad p, una temperatura t_p, es llevada a la superficie, llegará a ella con una temperatura t_o, inferior a t_p y que se denomina temperatura potencial. En oceanografía debe especificarse si se dan las temperaturas *in situ* o las correspondientes temperaturas potenciales. Estas últimas tienen interés cuando se considera la dinámica de las masas de agua (tabla 5-1).

En el aire, los cambios adiabáticos se complican por causa de la humedad. En el mar, suponiendo igual salinidad, un agua de superficie a 0°C y un agua de 5000 metros a 0,41°C se hallan en equilibrio indiferente, porque en cambio adiabático, la primera al hundirse a 5000 metros se pone a 0,41°C y la segunda, al subir, pasa a 0°C. En una atmósfera seca existe un gradiente característico de la temperatura en equilibrio con los cambios de presión, igual a 1°C cada 100 metros; ordinariamente el gradiente que se observa es de 0,65°C por 100 metros (pág. 81), es decir, el aire en la altura es menos frío de lo que corresponde al gradiente adiabático. La suavización de los gradientes esperados se debe a que la humedad atmosférica amortigua los gradientes térmicos, porque al ascender, el agua se condensa, cediendo calor, y al descender el aire, puede haber una evaporación de superficies inmediatas que roban calor. Es lógico, por tanto, distinguir entre gradiente adiabático de aire seco y gradiente adiabático de aire saturado de humedad, que es mucho menor, aproximadamente 5/9 de aquél, aunque la relación varía según la temperatura (figura 5-1) [119].

Una masa de aire que se eleva, como ocurre, por ejemplo, al ser impulsada sobre una ladera de montaña, o sobre otra masa de aire más denso, cambia de temperatura según la función o gradiente adiabático seco, hasta llegar al punto de rocío, a partir del cual su cambio térmico sigue el gradiente adiabático del aire saturado. Si esta masa se mueve entre otras masas de aire estables, llega a estar a temperatura más elevada que ellas, y, entonces, por su menor densidad ascenderá más y más, creando un foco de inestabilidad; una vez ha llegado a un nivel mínimo en que se produce la condensación, aparecen nubes (figura 5-1).

Presión

Los efectos de la presión sobre la materia viva son menores de los que se presintieron de antiguo, cuando la atención se dirigió a los pobladores de

Tabla 5-1
Enfriamiento adiabático, en °C, cuando se eleva hasta la superficie un agua que tiene in situ, a la profundidad indicada, la temperatura que también se señala. Salinidad de 34,85 por mil [20]

Temperatura *in situ*, °C	— 2	0	5	10
Profundidad, metros				
1000	0,027	0,046	0,092	0,130
2000	0,075	0,114	0,199	0,274
4000	0,232	0,308	0,467	—
8000	—	0,910	1,192	—

grandes profundidades, sometidos a presiones que llegan hasta 1000 atmósferas. La presión se transmite a todos los tejidos y el agua es muy poco compresible, de modo que la dimensión de las estructuras varía muy poco. Las adaptaciones a escala molecular a que pueda haber dado origen la presión alta se desconocen aunque, desde luego, existen. Se han descrito bacterias *barófilas* (ZoBell) que sólo crecen activamente cuando están sometidas a presiones altas. En estas formas, los efectos morfogenéticos de la presión son un tanto comparables a los que la baja temperatura produce en otros organismos (mayor tamaño, retardo en la división). Se comprende que la actividad de los organismos sea muy pequeña cuando actúan a la vez una temperatura baja y una presión elevada, como ocurre en las grandes profundidades marinas. El submarino de investigación «Alvin» se llenó de agua y se hundió a 1540 m de profundidad, donde permaneció desde octubre de 1968 hasta septiembre del año siguiente: dentro del submarino se encontraban unas raciones de comida que apenas se alteraron en todo este tiempo; la actividad bacteriana a gran profundidad es, pues, muy pequeña. Al efecto combinado de la presión más la baja temperatura puede atribuirse también la presencia y aun el predominio en aguas profundas de animales de tamaño muy grande en relación con las dimensiones medias de su grupo: anfípodos de más de a palmo, etc. Moluscos, anélidos y crustáceos de aguas superficiales, sometidos a presiones de 500 a 1000 atmósferas, se inactivan o mueren. Los salmones, en los conductos de presión de instalaciones hidráulicas, resisten cerca de un minuto a 15 atmósferas, se inmovilizan al comprimirse, y luego retornan a su actividad normal al descomprimirse.

La presión hidrostática es más peligrosa cuando existen espacios con gas: es un factor limitante en el uso de branquias de burbuja (pág. 44). En los peces que viven a gran profundidad y poseen vejiga natatoria, su gas está muy comprimido y no se puede resorber con celeridad suficiente cuando los animales son arrastrados hasta la superficie, de manera que las vejigas se distienden y los peces mueren por esta causa, que se suma a otras causas mecánicas y térmicas.

Los organismos del plancton responden a cambios de presión y utilizan indudablemente la presión hidrostática como referencia en sus migraciones [60]. El anfípodo *Synchelidium* responde a cambios de sólo unos 40 mb (unos 30 mm de mercurio) [25].

Los cambios bruscos son peligrosos. Los efectos de las explosiones se han estudiado en peces, en relación con el uso de explosivos en la pesca (ilegal), en prospecciones y en la demolición de chatarra. La máxima presión generada varía como

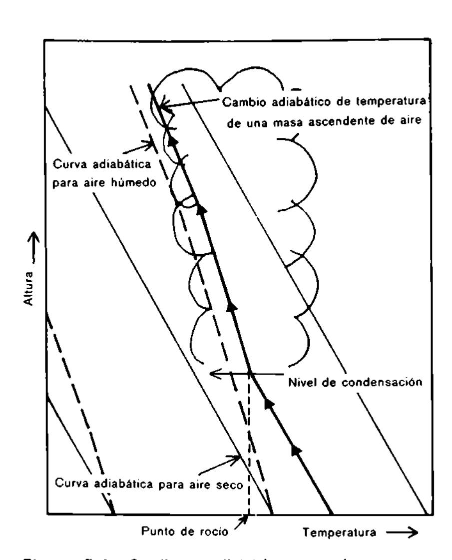


Figura 5-1 *Gradiente adiabático para aire seco y para aire húmedo y condiciones que se dan en una masa de aire que se eleva. Su temperatura desciende rápidamente con la altura, hasta llegar al punto de rocío, en cuyo momento la ulterior disminución de la temperatura se hace menor. (Según Wiesner [119].)*

la raíz cúbica de la carga explosiva; sus efectos son peores si la explosión es rápida y cerca de la superficie quedan aumentados por la onda negativa de presión. Los efectos varían según las dimensiones del pez y dependen, además, de si tiene vejiga natatoria.

En la atmósfera, los cambios de presión son mucho menores: la mayor parte de los insectos mueren cuando la presión baja a 130 mb, y en los homotermos la ebullición de la sangre establece otro límite riguroso hacia los 70 mb. De todas maneras, las máximas alturas a las que se han visto volar aves, unos 9000 metros [77], corresponde a unos 400 mb; animales terrestres homotermos *(Ochotona wollastoni)* alcanzan, en el Himalaya, 6300 metros de altura. A esta altura la presión parcial de oxígeno está correspondientemente disminuida, lo cual tiene importancia asimismo para los animales acuáticos, pobladores de ríos y lagos de altura.

Los animales perciben cambios en la presión atmosférica. Las dos ondas de presión diarias (pág. 710) pueden dar lugar a ritmos circadiarios. Diversos autores han señalado que una depresión atmosférica estimula la salida del adulto en pupas

de diversos lepidópteros, así como también la actividad y agresividad (*Stomoxys*, simulíidos) de otros insectos. Es indudable que estos y otros animales perciben los cambios bruscos de presión que anteceden a la llegada de una tormenta y, a veces, en anfibios y roedores (perrillos de las praderas) se desencadenan actividades que tienden a proteger de los efectos de la tormenta o de inundaciones.

Viscosidad

La viscosidad se manifiesta por cierta fuerza que se opone al movimiento de un cuerpo a través de un fluido. La viscosidad dinámica (μ) es el coeficiente de proporcionalidad entre el esfuerzo de rozamiento sobre una superficie de 1 cm^2 (t) y el cambio de velocidad por centímetro a lo largo de una perpendicular a aquella superficie: $t = \mu \cdot dv/dz$. La unidad es el poise (p), de dimensiones g cm^{-1} s^{-1} = dina s cm^{-2}. La viscosidad dinámica dividida por la densidad es la viscosidad cinemática (cm^2 s^{-1}). La viscosidad del agua depende de la salinidad, presión y temperatura (tabla 5-2), siendo la temperatura la variable que más influye. Aproximadamente es unas 100 veces superior a la viscosidad del aire.

En un perfil vertical, la viscosidad del agua está influida en sentidos opuestos por la temperatura y la presión. La presión hace disminuir la viscosidad hacia abajo, mientras que la disminución de la temperatura con la profundidad contribuye a aumentarla. Puede existir, por tanto, un máximo de viscosidad a cierta profundidad. Este tipo de distribución se repite en otras propiedades mecánicas del agua (velocidad de propagación del sonido, pág. 167) y puede tener importancia en ecología.

Tabla 5-2
Viscosidad dinámica, en centipoises (cp) de agua dulce y agua de mar, a la presión atmosférica de 760 mm Hg y para diversas temperaturas

Temperatura, °C	Agua pura	Agua de salinidad 35 por mil
0	1,79	1,89
5	1,52	1,61
10	1,31	1,39
15	1,14	1,22
20	1,00	1,09
25	0,89	0,96
30	0,80	0,87

Organismos suspendidos en un medio fluido

La viscosidad tiene importancia en la vida de los organismos pequeños, al retardar su caída o dificultar su avance en el seno de un fluido. Según la ley de Stokes, la velocidad límite de caída para una esfera pasiva de radio r y densidad ρ_1, siendo ρ_2 la densidad del fluido ambiente, g la aceleración de la gravedad y μ la viscosidad dinámica, es

$$V = \frac{2}{9} g \frac{\rho_1 - \rho_2}{\mu} r^2$$

De esta expresión y de la tabla 5-2 se deduce que la velocidad de sedimentación de células esféricas iguales es algo menor en agua de mar que en agua dulce y que, en todo caso, aumenta rápidamente al subir la temperatura, duplicándose entre 0 y 25°C. La densidad de los organismos acuáticos (ρ_1) es alrededor de 1,1. Cuando existen diferencias verticales en la viscosidad del agua, especialmente si forman gradientes relativamente bruscos, como acontece en las termoclinas, las aceleraciones o deceleraciones en la sedimentación pueden dar lugar a concentraciones o rarefacciones de las poblaciones de organismos pasivos. Una termoclina, en particular, retarda la velocidad de sedimentación, de forma que en ella se acumulan organismos y partículas de todo tipo.

La fórmula de Stokes es aplicable solamente para un número de Reynolds inferior a 0,5. El número de Reynolds (sin dimensiones) es un parámetro muy importante en hidrodinámica, y corresponde a la expresión siguiente

$$R_e = d\ v\ \rho/\mu$$

donde d es una dimensión linear apropiada del objeto (cm), v la velocidad (cm s^{-1}), ρ la densidad del líquido y μ su viscosidad dinámica. Organismos de menos de 0,5 mm (de *Chlorella* a *Coscinodiscus)* entran dentro de los límites indicados y, por tanto, teóricamente les sería aplicable la fórmula de Stokes.

Sin embargo hay otros factores de inexactitud. La forma de los objetos tiene mucha importancia y, si la relación superficie/volumen es grande, la caída se retarda; también tiene importancia la superficie de la célula. Se supone en aquella expresión que todas las capas del fluido se deslizan de la misma manera y que su flujo es laminar. Sin embargo, la membrana de las células suele retener un número mayor o menor de capas monomoleculares de agua. Las moléculas de agua, con su distribución asimétrica de cargas, se orientan y se enlazan entre sí en relación con la natu-

raleza molecular de la membrana, presencia de cargas eléctricas en la misma o existencia de largas moléculas fuertemente hidratables e implantadas sobre la propia membrana (mucilagos). El cuerpo que se mueve no es el organismo sólido, sino el mismo más su envoltura de agua, con una superficie de contacto más amplia y una densidad media menor, por lo que la velocidad de caída queda disminuida. Los organismos muertos se sedimentan más aprisa que los vivos [102], lo que indudablemente se relaciona con cambios eléctricos en la membrana. En la naturaleza, los pequeños organismos pasivos del plancton se sedimentan a una velocidad comprendida generalmente entre 0,1 y 0,5 mm s^{-1} (2 a 7 metros por día). En zonas de afloramiento (pág. 188) el movimiento vertical del agua puede ser bastante intenso para contrarrestar totalmente esta caída.

El simple modelo de Stokes es inadecuado además por otra razón. Ni el agua está inmóvil ni su flujo es laminar, sino que se debe tener en cuenta la turbulencia: la existencia de trayectorias irregulares y de torbellinos a toda escala [87]. Por la existencia de estas irregularidades, el coeficiente de viscosidad turbulenta es de 1 a 1000 veces mayor que el de la viscosidad laminar (pág. 124). Pero la forma más simple y realista de plantear el problema con referencia al plancton consiste en estudiar la distribución estadística a lo largo de una vertical y a medida que pasa el tiempo, de una población que inicialmente está localizada en determinado nivel (fig. 25-8, pág. 832). Sin turbulencia, una población pasiva formada por organismos de densidad ligeramente superior a la del fluido ambiente desaparecería fatalmente, cualquiera que fuera su tasa de multiplicación; en este sentido la turbulencia resulta beneficiosa, pero presenta el riesgo de una dispersión excesiva de las poblaciones. Por otro lado la turbulencia se relaciona íntimamente con la asimilación, al renovar los volúmenes de agua en contacto con las células.

En todo caso, las distintas intensidades de turbulencia exigen distintas estrategias en la evolución del plancton (pág. 396). El punto de vista tradicional era excesivamente simple. Una serie de características que se repiten frecuentemente en los organismos planctónicos, como es la existencia de prolongaciones y de formas tales que hacen que la relación entre superficie y volumen resulte amplificada, se habían interpretado como adaptaciones que retardan la velocidad de caída; pero pueden servir igualmente para reducir el consumo por parte de depredadores. Por otra parte, las largas prolongaciones anclan a los organismos en el agua y favorecen selectivamente el aprovechamiento de ciertas dimensiones de los torbellinos y no de otras en la escala continua de turbulencia. La simple pequeñez se había considerado como adaptación a la vida planctónica, pues aumenta la relación superficie/volumen, y en este sentido se ha visto significado adaptativo en la reducción estival de las dimensiones. Sin embargo, es forzoso añadir que las células de verano, más pequeñas, son también menos hidratadas (página 140) y, por tanto, más densas, compensando así una característica a la otra.

Debe insistirse en la relación íntima entre suspensión y nutrición, implícita en la asociación entre condiciones de turbulencia y aporte de elementos nutritivos. Las relaciones se manifiestan en muchos aspectos (pág. 832), incluso en el ciclo de división celular; puede imaginarse que las células, al aumentar de tamaño, aumentan su velocidad de sedimentación, lo cual, a su vez, mejora su nutrición, y se dividen, con lo cual su caída se retarda y así sucesivamente. Sin embargo, cualquier modelo que podamos trazar en la actualidad probablemente pecará de excesivamente sencillo.

La suspensión pasiva puede conseguirse incorporando al organismo materiales o espacios de peso específico inferior al del agua, de modo que el conjunto del cuerpo rebaja su densidad hasta ser semejante a la del medio y, a veces, aún menor. Puede tratarse de cavidades llenas de gas. En general, un volumen de gas como el 5 % del del cuerpo asegura la suspensión neutra. Piénsese que la densidad de un pez sin vejiga natatoria, como *Euthynnus affinis*, es de 1,086 g cm^{-3}. Se hallan cavidades gasíferas en cianofíceas, *Difflugia*, sifonóforos, *Chaoborus*, *Sayomya*, cefalópodos y peces (pág. 46). Los flotadores con gas pueden ser accidentales, en forma de una espuma tenaz, como la que aparece en el pie de algunos cirrípedos o en las puestas de varios peces y coleópteros de agua dulce o del gasterópodo marino *Janthina*. En otros casos el flotador está constituido por cavidades con un jugo celular menos denso que el agua de mar *(Coscinodiscus, Noctiluca)*, o bien por un depósito de lípidos, como en los huevos de peces, en el alga *Botryococcus*, en diatomeas y en la cabeza del cachalote. El fluido celómico de los cefalópodos pelágicos es más ligero que el agua de mar: en aquél, el amonio sustituye a buena parte de los cationes pesados. En el caso de existir grasa, su cantidad se regula y, además, puede cambiar lentamente la composición química de los lípidos almacenados. Pero no son éstas las únicas posibilidades. Se ha sugerido que la gran masa de espermaceti de la cabeza del cachalote puede variar su temperatura —y por tanto su densidad y su capacidad como flotador— por medio de cambios en la irrigación sanguínea [16].

En la atmósfera sólo se pueden mantener en suspensión temporal partículas muy pequeñas y

necesitan, aún más que en el agua, de los movimientos de turbulencia y de convección. El polen de las plantas anemófilas es pequeño —granos de 20-30 (−60) μm— y cae a la velocidad de unos pocos centímetros por segundo. El polen menor, de unos 10 μm tiene tendencia a agregarse y no permanece tanto en suspensión, pero sí flotan por mucho tiempo esporas y gérmenes de distintos organismos y de dimensiones muy pequeñas, 1-10 μm. El polen de pino es grande, de 50-150 μm y relativamente pesado (30-300 ng; 1 ng = 10^{-9} g) pero posee grandes sacos aéreos que aumentan su superficie y permiten su transporte en suspensión en la atmósfera a distancias de centenares de km.

Movimiento activo de los organismos

En el agua

La consecución de la movilidad es una de las estrategias que siguen los organismos planctónicos en la ocupación de las aguas libres (página 831). El aumento de la capacidad locomotora acompaña a los reiterados pasos de la microfagia a la macrofagia (pág. 514) en diversas líneas de evolución. Las exigencias no son totalmente coincidentes en los distintos grupos de organismos. Un organismo fotosintetizador, una dinoflagelada por ejemplo [54] (fig. 25-8) ha de poder conservar un nivel en el que las condiciones de iluminación y nutrición son óptimas, y ha de conseguir la destrucción del gradiente de nutrientes alrededor de la célula, con lo que aumenta la absorción. Un organismo de sección irregular o aplanada que gira como una peonza está en las mejores condiciones de conseguirlo.

En los animales, la velocidad y la capacidad de exploración son metas más importantes: la forma ahusada, las superficies hidrófugas y resbaladizas, son características comunes a rotíferos, copépodos y otros pequeños crustáceos del plancton. La existencia de asimetrías en ciliados y rotíferos *(Trichocerca, Keratella valga)* condiciona trayectorias de exploración helicoidales. La posibilidad de locomoción rápida en rotíferos *(Filinia, Polyarthra, Pedalia)* conseguida con apéndices articulados puede estar relacionada con defensa frente a depredadores. En los copépodos el paso brusco de las patas de una posición a la opuesta determina un salto, estos movimientos se combinan con otros más lentos debidos a la vibración de apéndices peribucales; las antenas, generalmente provistas de largas sedas y mantenidas en extensión, balancean al animal en los momentos de reposo. En los cladóceros, las antenas remadoras, bifurcadas y con sedas pelosas, son batientes y suspensoras. La ciclomorfosis (pág. 151) en los animales nadadores no se puede interpretar en términos de simples cambios de la superficie relativa y de la velocidad de sedimentación, como se ha hecho en relación con organismos pasivos. Más bien se cree, aunque faltan datos precisos, que los cambios en la conformación de espinas, o de superficies estabilizadoras u orientadoras de la trayectoria conducirían a regular el movimiento y horizontalizar las trayectorias, en función de la viscosidad del agua o de otras características que cambian según la estación. El desarrollo de yelmos cefálicos en los cladóceros del género *Daphnia* es ciertamente mayor en agua turbulenta [11]; pero no siempre (pág. 153).

Al comparar los organismos móviles que se encuentran en la escala de dimensiones comprendida aproximadamente entre la bacteria y el copépodo, surge un problema de optimación en la inversión de energía en la locomoción. Esta energía se descompone en dos partidas, parte se utiliza en vencer la viscosidad del agua y parte en trasladar efectivamente al organismo, venciendo la inercia. El número de Reynolds (pág. 162) para los organismos muy pequeños vale entre 0,01 y 0,001 y nos proporciona una idea de la relación entre la resistencia de inercia y la resistencia de viscosidad, es decir, aquélla es sólo del 1 % o menos de la resistencia total. Pero a medida que las dimensiones aumentan, la parte de la energía que se emplea en vencer la inercia crece relativamente. Por otro lado, a medida que aumenta la velocidad, para dimensiones muy pequeñas, la viscosidad aumenta más rápidamente que la inercia. Esto significa que, a partir de ciertas dimensiones, pero sólo a partir de ellas, al aumentar la inversión de energía crece rápidamente la velocidad que se puede conseguir. Es posible que estas relaciones expliquen la estrategia en la motilidad de los pequeños organismos —flagelos o cilios en los pequeños, miembros batientes en los mayores— y que, si se estudia la relación entre dimensiones y velocidades en un gran número de animalitos acuáticos [22, 73] (figura 5-2) son notorias discontinuidades que se pueden considerar como separaciones entre estrategias un tanto divergentes.

La energía que los pequeños organismos invierten en la locomoción sólo se puede estimar indirectamente. En algas y en espermatozoides es del orden de 10 a $200 \cdot 10^{-16}$ W por célula, lo cual representa aproximadamente de 0,03 a 0,14 milivatios por gramo de peso seco, o sea, del 1 al 2 % o menos del metabolismo total [90, 92]. En copépodos (tabla 5-3) la energía invertida en la locomoción es también pequeña, de menos del 1 % de la respiración total; la energía invertida en la simple migración es sólo del 0,2 % del metabo-

lismo. Como término de comparación se puede añadir que el metabolismo humano total es alrededor de unos 8 milivatios por gramo de peso seco.

Tabla 5-3
Energía utilizada en la locomoción por el copépodo marino Labidocera, **de 1 a 2 mm de longitud.**
En milivatios por gramo de peso seco del copépodo. Según Vlymen [115]

Velocidad cm s^{-1}	Peso individual en fresco, mg 0,1	0,3	0,5
1	0,002	0,001	0,0007
5	0,073	0,037	0,024
10	0,332	0,168	0,110

De una manera general, los animales acuáticos de 0,1 a 2 mm de longitud alcanzan velocidades equivalentes a 3-12 veces la propia longitud del cuerpo en un segundo y las diferentes estimas acerca de la energía invertida caen entre el 1 y el 4 % de la energía total utilizada por el animal.

En un orden de dimensiones superior, la locomoción ha sido bien estudiada en peces y en otros animales pisciformes [1, 5, 6, 34, 35]. El mecanismo principal de propulsión consiste en oscilaciones transversas de la columna vertebral. Según sean la forma y rigidez del cuerpo, dicho movimiento afecta a una extensión variable del cuerpo, entre su totalidad a solo la cola (ostraciiformes). Los tipos de aletas, silueta del cuerpo y actitudes están relacionados con la movilidad y comportamiento en general. En los peces más vigorosos, la musculatura se distribuye de manera que tienen una sección más redondeada (trucha). La forma del cuerpo en las especies veloces se aproxima a la sección más favorable que se deduce de la teoría hidrodinámica, de manera que su evolución puede estudiarse como un proceso de optimación con referencia a unas normas deducibles de la teoría física. La adaptación a determinados géneros de vida, y a determinados regímenes de velocidad y las exigencias de maniobra en espacios reducidos, impone restricciones y modificaciones a soluciones ideales.

La velocidad, en términos de «longitudes del individuo» recorridas en un segundo, es ordinariamente de 2 a 3, en los clupeidos de 3, en escómbridos y túnidos se rebasa 10. En velocidades absolutas, las más frecuentes quedan entre 1 y 4 m s^{-1}, y los túnidos, en determinados momentos llegan a 20 (70 km h^{-1}). La energía invertida en la natación de diversas especies se ha estimado entre 0,1 y 6 mW por g de peso total,

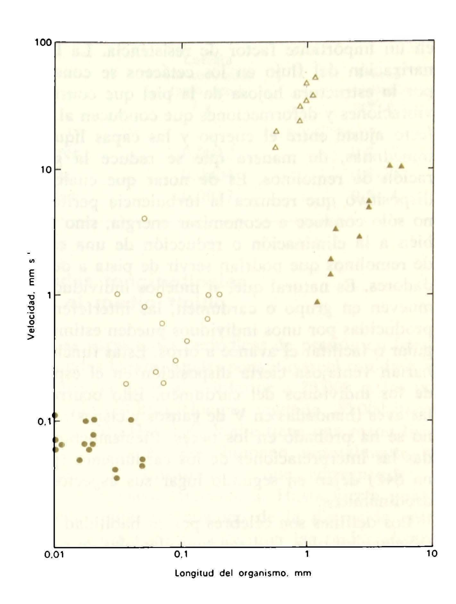


Figura 5-2 *Relación entre velocidades y dimensiones en una serie de organismos acuáticos. Los triángulos huecos se refieren al copépodo de agua dulce* Cyclops strenuus *(Según H. Rosenthal,* Int. Rev. ges. Hydrobiol., *57:157-167, 1972); los triángulos llenos de color a diversos copépodos y cladóceros (datos recopilados por Cushing* [22]*); los círculos llenos a flagelados y los círculos huecos a ciliados de agua dulce, según observaciones originales.*

lo cual corresponde a un 2 a 6 % de la energía total liberada por el metabolismo.

Los animales que salen proyectados del agua requieren un impulso considerable. Un pez volador o un salmón que salta fuera del agua, si llega con un ángulo de 45° y se eleva 2 ó 3 metros, ha de dejar el agua a la velocidad de unos 35 km h^{-1}. En peces voladores se mencionan velocidades de 56 km h^{-1} en el momento de elevarse. La detención o un cambio de dirección ha de representar una fuerza considerable. Si la fuerza se concentra en un área pequeña, como ocurre en el pez espada, se comprende que su impacto sea capaz de penetrar varios centímetros de espesor en madera [35].

En animales pisciformes corpulentos nos damos cuenta de otras adaptaciones. En el delfín, el número de Reynolds es de 3 a 20 millones y, a gran velocidad (10 m s^{-1}), el despegue del flujo del agua en la superficie del cuerpo se convierte

en un importante factor de resistencia. La laminarización del flujo en los cetáceos se consigue por la estructura hojosa de la piel que consiente vibraciones y deformaciones que conducen al perfecto ajuste entre el cuerpo y las capas líquidas inmediatas, de manera que se reduce la generación de remolinos. Es de notar que cualquier dispositivo que reduzca la turbulencia periférica no sólo conduce a economizar energía, sino también a la eliminación o reducción de una estela de remolinos que podrían servir de pista a depredadores. Es natural que, si muchos individuos se mueven en grupo o cardumen, las interferencias producidas por unos individuos pueden estimular, guiar o facilitar el avance a otros. Estas funciones harían ventajosa cierta disposición en el espacio de los individuos del cardumen. Ello ocurre en las aves (bandadas en V de gansos y cisnes); pero no se ha probado en los peces. Precisamente, todas las interpretaciones de los cardúmenes (página 848) dejan en segundo lugar sus aspectos hidrodinámicos.

Los delfines son célebres por su habilidad para cabalgar las olas. Utilizan tanto las olas de viento como las generadas por la proa de los barcos. Se colocan con la cabeza hacia abajo y la cola oblicuamente hacia arriba sobre la pendiente ascendente, anterior, de la ola que avanza. Utilizan olas de pendiente de 10 a 18° y velocidades de 5 a 6 m s^{-1} (10-12 nudos). Poseen la velocidad y la capacidad de maniobra suficientes para colocarse en la posición adecuada sobre la ola. Junto a la proa de un barco, pueden mantener sin esfuerzo la misma velocidad que éste [44]. Teóricamente es posible utilizar como propulsión cualquier otro tipo de ondas en interfases, por ejemplo, ondas internas de la termoclina. Sería interesante averiguar si algunos peces y cetáceos utilizan dicha posibilidad, que, de todas maneras, proporcionaría un transporte lento (5-10 cm s^{-1}).

La locomoción por reacción, practicada principalmente por medusas, cefalópodos y tunicados, tiene sus problemas hidrodinámicos propios.

En el aire

A diferencia del agua, que es lugar de residencia, el aire a cierta altura es solamente lugar de paso. Las características de la atmósfera permiten alcanzar una velocidad considerable. El gasto en energía por kilómetro recorrido disminuye considerablemente si aumenta la velocidad. El vuelo se ha perfeccionado en insectos y vertebrados (pterodáctilos, aves, murciélagos) y, en forma rudimentaria, lo practican animales de otros grupos (peces, reptiles, y mamíferos como los roedores y galeopitecos). Artrópodos y vertebrados están separados por un orden de dimensiones y su comparación es interesante (tabla 5-4). Las superficies de vuelo, o alas, tanto en insectos como en aves, cuando oscilan describen aproximadamente la figura de un ocho con su punta. Cada tipo de ala está adaptada a cierta partición entre la fuerza ascensional y la resistencia al avance. En los insectos, el uso de uno o dos pares de alas y, en este último caso, su coordinación, implican nuevos problemas. En las aves, las plumas laminarizan el flujo superficial, como la piel en los delfines. La forma de las alas, las hendiduras entre las plumas, etc., representan adaptaciones que se explican perfectamente a base de las leyes de la aerodinámica.

Muchas especies de aves planean sobre corrientes de convección ascendentes, con lo que el animal puede mantenerse mucho tiempo en el aire, dando vueltas sin esfuerzo. Después de localizar corrientes ascendentes, gira en ellas, y pasa de unos vórtices a otros [17a]. Las gaviotas siguen los barcos con poco esfuerzo, en virtud de un mecanismo no bien conocido; también circulan planeando cuando la temperatura del agua es superior a la del aire y da origen a corrientes ascendentes. En otras palabras: vuelan a vela sobre el agua caliente y de manera más activa sobre el agua fría. Esta diferencia admite mayor generalización: en las áreas de agua caliente, poco productivas, viven «aves de carroña» capaces de

Tabla 5-4
Algunas características comparadas de insectos y aves voladoras. De diversos autores

	Carga g cm^{-2} de ala	Oscilaciones completas por segundo	Velocidad m s^{-1}
Insectos	0,08-1,85 (−2,4 en *Melolontha*)	5 *(Papilio)* a 600 *(Aëdes)* (−1000 en *Forcipomyia*)	2-15
Aves	0,1 *(Regulus)* a 2 *(Cygnus)*	2 (cigüeña) a 50 (colibríes)	13-25 (vencejos hasta cerca de 50)

volar a vela (gaviotas, fragatas), adaptadas al alimento que se encuentra en superficie; en las áreas de afloramiento, de agua fría y circulación atmosférica descendente, hay aves genuinamente voladoras, como alcatraces *(Sula)* y cormoranes *(Phalacrocorax)* que capturan presas vivas a cierta profundidad y no en la misma superficie.

El desarrollo gradual de procesos convectivos en la atmósfera determina cierta sucesión en la actividad de las aves; al principio sólo pueden utilizarlos las más ligeras, luego las más pesadas. Por ejemplo, primero se elevan los halcones describiendo círculos de unos 12 m y al final, los buitres, cuyos círculos miden 50 metros. El despegar y tomar altura requiere un espacio mínimo y el cóndor, por ejemplo, no baja a los valles estrechos próximos a los altos riscos en que anida, sino que se traslada a terreno llano aunque sea a gran distancia.

Los pterodáctilos probablemente alcanzaron un grado de adaptación al vuelo casi comparable con el de las aves actuales: las características de su esqueleto señalan un avanzado proceso de adaptación (crestas cefálicas de dirección, etc.). El grado de adaptación de los murciélagos al vuelo se puede considerar como menor si se adoptan como criterio características de eficiencia y velocidad.

La producción de trabajo por el músculo es de 15 a 17 W kg^{-1} en el hombre, de 50 a 60 W kg^{-1} en las aves y de 35 a 175 W kg^{-1} en los músculos de vuelo en los insectos. El gran rendimiento de los insectos se relaciona con una excepcional frecuencia en la contracción y con el suministro de oxígeno. Existe una limitación «técnica» en el tamaño de los animales voladores, que se sitúa hacia los 14 kg en las aves y hacia el centenar de gramos en los insectos. De hecho, los mayores insectos son voladores, pero las aves más corpulentas no lo son. La energía necesaria para el vuelo representa un tanto por ciento mucho mayor que la energía invertida en la natación. En insectos, durante el vuelo el metabolismo casi se centuplica (abeja). Pero debe tenerse en cuenta que el vuelo es una actividad temporal.

En los animales terrestres y bentónicos, por su pequeña velocidad, la resistencia opuesta por los fluidos a su avance tiene importancia escasa en relación con los problemas mecánicos de otros tipos que plantea su locomoción (pág. 222).

Gold[30a] señala que, si se expresa el gasto de energía por unidad de movimiento de locomoción (paso, oscilación de ala, aleta o cola) y unidad de peso del animal, para los vertebrados se obtienen cifras del mismo orden. Multiplicando por la respectiva frecuencia de los movimientos se tiene el trabajo realizado en la locomoción por unidad de peso del animal:

	Energía por oscilación (paso, etc.), J g^{-1}	Trabajo realizado mW g^{-1}
correr	0,0012	0,8- 3,6
volar	0,0004	0,8-20
nadar	0,0017	0,3- 4

Ondas longitudinales en el medio fluido

Las variaciones periódicas de presión en forma de ondas longitudinales constituyen el sonido si su frecuencia es igual o inferior a 20 000 ciclos por segundo (20 kilociclos por segundo, 20 000 hertzs (Hz) o 20 kHz). Este límite tiene una razón fisiológica, pues el oído humano normalmente no percibe los ultrasonidos, que corresponden a ondas de mayor frecuencia. Hasta cierto punto, tenemos aquí un análogo de la distinción entre calor y luz y en relación con las ondas electromagnéticas. Desde el punto de vista ecológico la diferencia entre sonidos y ultrasonidos es interesante porque las vibraciones de mayor frecuencia se propagan más rigurosamente según una dirección, mientras que las de frecuencia más baja bordean los obstáculos. Los sonidos son, por tanto, útiles para la comunicación no estrictamente direccional; pero para el reconocimiento de la distribución y características de superficies sólidas, los ultrasonidos ofrecen mayores ventajas (localización por el eco). Así se explican la divergencia fisiológica y la evolución de los órganos sensibles a las vibraciones de los medios fluidos.

La velocidad de propagación de sonidos y ultrasonidos se relaciona con una serie de propiedades de los fluidos y es, por tanto, variable (tabla 5-5). Por esta razón es más apropiado emplear fre-

Tabla 5-5
Velocidad del sonido en distintos medios, a la presión atmosférica.
En metros por segundo. De diversos autores.

Temperatura, °C	Aire	Agua pura	Agua de mar, 35 por mil de salinidad*
0	331,46	1407	1445,2
20	337	1484	1518,5
30	339	1509,6	1546,2

* La velocidad aumenta casi linealmente con la presión, en unos 17,5 metros por cada 1000 decibares de presión (aproximadamente 1000 metros).

cuencias que longitudes de onda para caracterizarlos. La velocidad aumenta algo (0,09 m s^{-1} en el aire) para elevadas frecuencias ultrasónicas. En mezclas gaseosas de composición especial puede tener valores distintos que en el aire; así, por ejemplo, en una mezcla del 80 % de helio y del 20 % de oxígeno es de 636 m s^{-1}. Puesto que la aparición de armónicos es proporcional a la velocidad del sonido, la voz se vuelve chillona en una atmósfera a base de helio (usada en inmersión submarina).

Una fracción de la energía mecánica de las ondas longitudinales se transforma en calor, de manera que, en su propagación, las ondas sonoras y ultrasonoras experimentan una extinción. La extinción es aproximadamente proporcional al cuadrado de la frecuencia, es decir, los sonidos graves se propagan más, perdiendo menos energía que los agudos y, para las frecuencias corrientes,

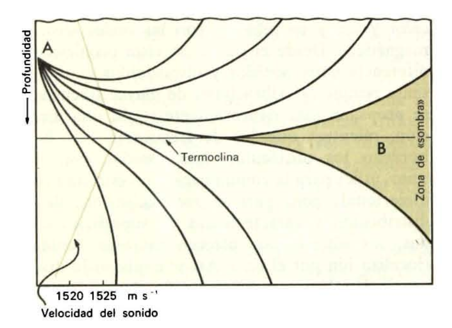


Figura 5-3 *Trayectorias seguidas por la propagación de ondas de presión en un mar normalmente estratificado. Se superpone una escala con la distribución de la velocidad del sonido, cuyo máximo se tiene a nivel de la termoclina. Desde el punto A no se puede detectar con ecosonda un objeto colocado en B. Sin embargo, la detección sería perfecta bajando el sonar al nivel de la termoclina.*

la extinción es mayor en el aire que en el agua. En el agua, por lo tanto, por la mayor velocidad y menor atenuación, se dan mejores condiciones de comunicación entre puntos separados. La intensidad del sonido se expresa por una escala logarítmica de base 10. Como referencia I_o se toma 0,0002 dinas cm^{-2} que es la presión límite que el oído puede percibir en la parte más sensible de su espectro (2 a 4 kHz); para una intensidad I_d, la expresión $B = \log_{10}(I_d/I_o)$ o $dB = 10 \log_{10} (I_d/I_o)$ da la intensidad en belios o decibelios (dB), respectivamente. La misma expresión puede usarse como una medida de la atenuación.

El producto $\rho \cdot V$, densidad de un medio por velocidad del sonido en dicho medio, se llama impedancia característica. El paso de las ondas sonoras de un medio a otro, depende de sus respectivas impedancias. La impedancia característica del agua es unas 3900 veces mayor que la del aire y muy poco sonido atraviesa la interfase, en cualquiera de los sentidos; en su mayor parte es reflejado. Puede decirse que los mundos sonoros aéreo y acuático se ignoran mutuamente.

La reflexión de las ondas longitudinales se relaciona igualmente con las impedancias de los medios en contacto. Sonidos y ultrasonidos se reflejan más en cualquier interfase de líquido/gas, como en las vejigas de peces y sifonóforos, que en discontinuidades de los tejidos de su cuerpo o aún en el límite entre el agua y el fondo. Es un aspecto importante en relación con la detección de la presencia de organismos por el eco. Se ha señalado que los murciélagos no penetran en la niebla, probablemente por la reflexión y absorción de ultrasonidos en la suspensión de gotitas.

La refracción de las ondas sonoras es función del cociente de las velocidades de propagación en los respectivos medios. En un gradiente vertical de temperatura y presión, las ondas sonoras se refractan continuamente, describiendo trayectorias que están contenidas en un plano vertical y son más o menos curvas. Es importante tenerlo en cuenta cuando los ultrasonidos se usan para localizar objetos. En el agua se da una circunstancia especial, porque la temperatura y la presión que influyen positivamente sobre la velocidad de las ondas, se distribuyen según gradientes opuestos (fig. 5-3). De esta forma aparece un «cono de silencio», lo cual constituye un fenómeno de interés en las aplicaciones bélicas de la acústica marina. Por la misma razón aparecen canales en los que el sonido se propaga con menor atenuación, sea bajo la superficie, sea a nivel de las termoclinas. Perturbaciones de la misma naturaleza son las que llevan a pequeños cetáceos a «suicidarse» en las playas, cuando el perfil de las mismas es tal que no despiertan un eco para los ultrasonidos. Es notable que esto ocurra principalmente con las especies que tienen más desarrolladas las *lentes de sonido* (el «melón») en la parte alta de la cabeza, como los calderones (*Globicephala*).

Actualmente, se dispone de la posibilidad de analizar los sonidos, trazando un espectro de las intensidades (energía) asociadas a las distintas frecuencias y en función del tiempo (figs. 5-4 y 16-3). Hoy en día se posee considerable información sobre los sonidos de aves [37], peces [27, 107]

y muchos animales en general [12, 13]. Numerosos aspectos del análisis del lenguaje hablado del hombre encuentran aplicación en el estudio de los sonidos emitidos por animales, especialmente cuando dichos sonidos son portadores de información.

La vista y el oído se utilizan en la vida de los animales dentro de una misma escala de dimensiones, de decímetros a kilómetros (la vista, 0,1-7000 m; el oído, 3-2500 m; el olfato, 30-4400 m). Sin embargo existe entre ellos una diferencia fundamental. La vista está adaptada a percibir motivos o «Gestalten», formados por partes coexistentes entre las que se pueden establecer relaciones sinópticas; el oído y el sistema nervioso que está detrás de él, procesa los sonidos en forma lineal, y ha conducido, al fin, al lenguaje humano y a las computadoras electrónicas. Indudablemente, las dos modalidades sensoriales, según su preeminencia, han influido más una que otra en la evolución de los cerebros en los distintos grupos zoológicos. Las diferencias entre la concepción de «Gestalt» y el «hilo del pensamiento» pueden tener esta raíz y es cierto el predominio de la comunicación sonora en el hombre, con todas sus implicaciones en la creación de una lógica que, de otra parte, se apoya en el sentido del mecanismo que acompaña al manejo de utensilios. La limitación intelectual que resulta reaparece en problemas específicamente ecológicos, como es la aplicación de distintos métodos estadísticos al estudio de estructuras en el espacio.

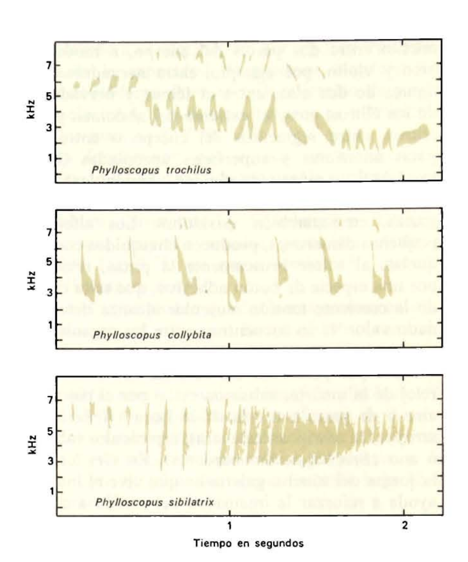


Figura 5-4 *El canto de tres especies de aves congéneres encierra motivos específicos y difiere mucho más que las voces de alarma de las mismas aves (fig. 16-3). Estas fonoespectrografías representan la distribución de frecuencias en función del tiempo. (Según P. Marler,* Animal sounds and communication. *Am. Inst. Biol. Sci. 7. 1960.)*

Sonidos y comunicación

Los sonidos de frecuencia muy baja se transmiten a través del sustrato, como simple choque mecánico: de esta forma, los lamelibranquios de las playas notan los pasos que se aproximan, y contraen y a veces autotomizan los sifones. Aunque los animales y, en particular, las aves y mamíferos, reaccionan a ruidos producidos por fuerzas naturales (viento, lluvia, tormenta), lo normal es que, por selección, sólo conserven o refuercen su significado aquellos sonidos que se identifican como producidos por otros individuos de su misma especie o de otras especies que pueden ser presas o depredadores. Del mismo modo que se distinguen distintos tipos de colores y dibujos defensivos, se puede también hablar de sonidos persuasivos, disuasivos (musarañas, *Acherontia, Opisthophthalmus)* y miméticos (pág. 566). Aunque la mejor cripsis es permanecer callado, el falso eco de mariposas frente a murciélagos tiene valor críptico. La simplificación de los sonidos disuasivos y voces de alarma conduce a formas de comunicación transespecíficas, es decir, que son comunes para varias especies, de la misma forma que existen coloridos aposemáticos muy generalizados. Los sonidos evolucionan hasta contener una información suficiente: puesto que su función es más despertar ciertas formas de comportamiento que comunicar mucha información, suelen ser muy reiterativos y la especialización se orienta más bien a permitir una clara distinción entre especies o entre grupos de reproducción. En este último caso se trata de sonidos aprendidos que representan una adquisición cultural (aves con dialectos locales en el canto, que los hijos aprenden de sus padres). En los primates, la transmisión de información por los sonidos es muy limitada, de manera que el lenguaje humano aparece como una utilización casi totalmente nueva de la vía sonora.

Muchos insectos producen sonidos que, fundamentalmente, tienen importancia en la biología sexual [88]. La vibración de las alas en vuelo puede producir zumbidos característicos de la especie, de frecuencia más bien baja, en general de 30 a 250 Hz; en los mosquitos hasta 500 Hz. Es frecuente la estridulación, consistente en el frota-

miento entre dos partes del cuerpo, a modo de arco y violín, por ejemplo, entre nervaduras salientes de dos alas, entre el fémur y nervaduras de los élitros, entre el extremo del abdomen y los élitros, entre segmentos del cuerpo o entre las patas anteriores y superficies apropiadas (figura 5-5) [12]. Arañas (erigónidos, argiópidos), escorpiones *(Opisthophthalmus)* y crustáceos (langostas, etc.) también estridulan. Los alfeidos, pequeños camarones, producen chasquidos con las quelas, al soltar bruscamente la pinza, retenida por una especie de botón adhesivo, que salta cuando la creciente tensión muscular alcanza determinado valor [61]: se encuentran entre los organismos marinos más ruidosos. Otros insectos producen sonidos por percusión del sustrato *(Anobium,* el reloj de la muerte; saltamontes), o por el paso del aire o de gases a través de la boca *(Acherontia atropos,* la mariposa calavera), espiráculos (abeja) o ano *(Brachinus,* bombarderos). En *Gryllotalpa* la forma del túnel o galería en que vive el insecto ayuda a reforzar la intensidad del sonido a cierta distancia del animal. Las cigarras (homópteros) poseen un aparato sonoro en la pared dorsolateral del primer segmento abdominal, con dos músculos que mueven una placa vibrante a la que está adosada una gran cavidad resonadora. Pero aun entre géneros próximos este aparato muestra grandes diferencias de estructura. Las pequeñas dimensiones del cuerpo de los insectos limitan las frecuencias a que pueden resonar las estructuras de su cuerpo. En todos los animales se observa la regla de que la longitud de onda de los sonidos emitidos es varias veces como la longitud del cuerpo. En general, los insectos emiten sonidos agudos o ultrasonidos, entre 2500 y 50 000 Hz, que suelen aparecer descompuestos en una serie de pulsos breves. Aunque los sonidos agudos informan mejor sobre la dirección, porque no rodean los obstáculos, desorientan más a un oyente binaural, porque no puede detectarse su origen por el mecanismo usual de analizar la diferencia de fase, que ofrece muy pocas posibilidades para ondas cortas, o por modificaciones en la intensidad. Los insectos poseen diversos tipos de órganos auditivos (timpánicos).

Un número muy elevado de especies de peces produce sonidos por procedimientos diversos, por

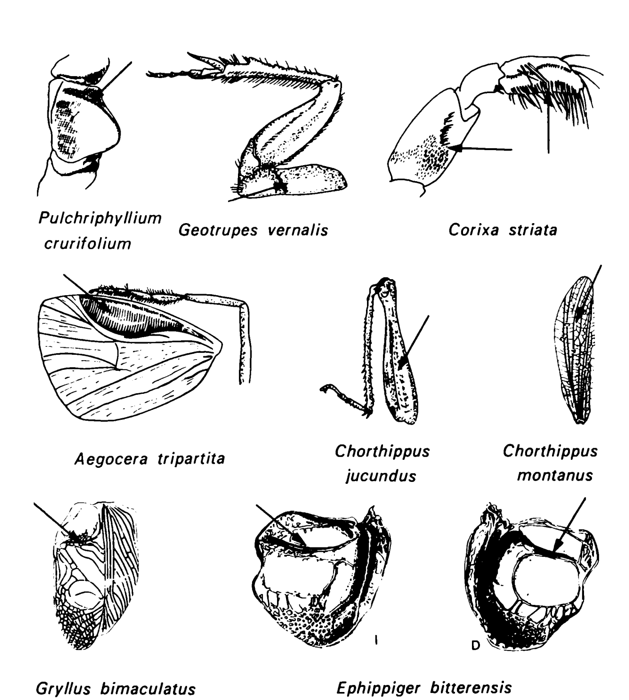


Figura 5-5 *Dispositivos estriduladores de diversos insectos. Las flechas señalan las estructuras sonoras. I, izquierda; D, derecha,* Geotrupes *es un coleóptero;* Corixa *un hemíptero;* Aegocera *un lepidóptero, y los demás son ortópteros. De Busnel* [12]*, según diversos autores.*

estridulación de espinas, vértebras, dientes, opérculos u otras piezas duras, o por verdadera fonación con ayuda de la vejiga natatoria. La producción de sonido es más frecuente en especies bentónicas y suele ir unida a instinto territorial. A veces se limita al período de cría [23]. Los sonidos de los peces se han de percibir por medio de hidrófonos. Los pescadores de Ghana usan un remo como hidrófono, pegando el oído al mango, para detectar la alacha [79]. Sólo en casos muy raros (por ejemplo, *Pogonias)* el sonido producido se percibe fuera del agua.

En los vertebrados aéreos los sonidos se emiten por dependencias del aparato respiratorio (laringe, siringe), acompañadas de resonadores, algunos de gran efectividad, como es el saco de la laringe en el hueso hioides de los monos aulladores *(Alouatta)*. Los anfibios anuros son muy ruidosos, especialmente los machos, mientras que los reptiles sólo emiten débiles sonidos. Los sonidos adquieren máxima importancia en la biología de las aves, en relación con la reproducción, territorialismo y mantenimiento del contacto entre los individuos de un grupo. En la parte inferior de la tráquea poseen una dilatación o siringe con un par de membranas semilunares con músculos complicados, especialmente desarrollados en los machos de las especies propiamente canoras. Los sonidos emitidos por las aves varían entre 85 y 25 000 Hz; el canto abarca los sonidos entre 1000 y 13 000 Hz. En los mamíferos, los sonidos tienen menor importancia relativa, aunque el mismo significado en la reproducción, defensa del territorio y sentido disuasivo o aposemático (musarañas); su frecuencia oscila entre 100 y 10 000 Hz. Los órganos perceptores del sonido tienen considerable uniformidad fundamental, sobre la que se observan diversas especializaciones; una de ellas es la asimetría de los oídos en rapaces nocturnas *(Strix, Asio)* que se orientan por el sonido. Otras especializaciones se relacionan con la percepción de los ultrasonidos, o con el reconocimiento de sonidos significativos sobre un fondo de «ruido».

Ultrasonidos y localización

La localización por medio de ecos sonoros y ultrasonoros, en el aire y en el agua, es utilizada por numerosas especies. Por lo menos desde el siglo XVIII se sabía que los murciélagos no necesitan la vista para sortear obstáculos. Emiten una serie de pulsos de ultrasonidos, de frecuencia entre 20 y 50 kHz, recibiendo los ecos por los dos oídos. En virtud de este principio reconocen obstáculos y presas; la interacción evolutiva con éstas ha llevado a la adquisición, por algunos lepidópteros, de la capacidad de producir interferencias desorientadoras. Pero en la localización de presas no sólo usan el eco, sino las propias vibraciones de los insectos [39, 40, 41].

La localización por el eco no es exclusiva de los murciélagos. En el aire la utilizan también aves que vuelan en la oscuridad, como el guácharo *(Steatornis)* y la salangana *(Collocalia)*, que emplean sonidos para ello (4000 a 10 000 Hz) [75, 76], así como roedores [91], musarañas [32] y tenrécidos [31].

En el agua parece que los peces reconocen obstáculos por el eco, pero las pruebas no son concluyentes. En cambio es seguro que los cetáceos utilizan ultrasonidos, corrientemente entre 50 y 250 kHz, para el reconocimiento de obstáculos [23, 56, 57, 58, 84, 85], generalmente en forma de breves «clics». Los mismos animales (cetáceos) utilizan como comunicación, en señales de alarma y de otro tipo, sonidos de frecuencia más baja (2 a 12 kHz) [14].

Estos aspectos del uso de vibraciones longitudinales por los organismos han cobrado actualidad con la utilización del sonar. Éste nos da una medida de la capacidad de localización de los animales, a la vez que plantea interesantes problemas. Por ejemplo, puede existir una presión de selección que lleve a la desaparición de las vejigas natatorias (pág. 47). Los ecos se refuerzan cuando los individuos que los producen se encuentran en un fuerte gradiente de densidad: a pesar de sus otras ventajas, las termoclinas presentan este inconveniente como lugar de residencia.

Ondas de presión, de frecuencia más baja que la sonora, generadas por movimientos natatorios o la turbulencia del agua, pueden tener interés en la detección de presas por organismos acuáticos. También puede ser factor de agregación en los peces que embancan. La agrupación de peces pequeños tras un pez grande, al que siguen (por ejemplo, *Trachurus* tras *Acipenser* y otros) puede relacionarse igualmente con la detección y utilización de torbellinos.

El sistema de la línea lateral de los peces está formado por filas de depresiones sensitivas, o por canales que se abren de trecho en trecho por pequeños poros. Permite analizar ondas de presión y reconocer, sin verlos, objetos que se mueven a distancia. Disposiciones especiales de estos órganos pueden facilitar la persecución de presas.

Más de 200 especies de peces de agua dulce (mormíridos de África y gimnótidos de América) reconocen el espacio y los obstáculos a través de campos eléctricos que ellos mismos generan. La percepción se hace por elementos diferenciados de la misma línea lateral.

INTERFASES

En la superficie libre del líquido no operan las fuerzas intermoleculares desde arriba, de manera que se produce una resultante dirigida hacia abajo, en virtud de la cual la lámina superficial se comporta como una película elástica y tenaz, que opone cierta resistencia a la penetración. Dicha película ejerce una tensión, que se mide en dinas cm^{-1}. La tensión superficial del agua pura, frente al aire, es de 75,7 dinas cm^{-1} a 0°C y 71,2 dinas cm^{-1} a 30°C; en el agua de mar estas cifras experimentan un aumento del 1 %. La tensión superficial del agua es excepcionalmente elevada por causa de la asimetría de sus moléculas (fig. 2-1) que en el límite del líquido, se colocan con el oxígeno dirigido hacia la interfase, y con los átomos de hidrógeno estableciendo puentes hacia el interior de la fase líquida; la orientación resultante afecta a un espesor equivalente a 10 o más capas monomoleculares.

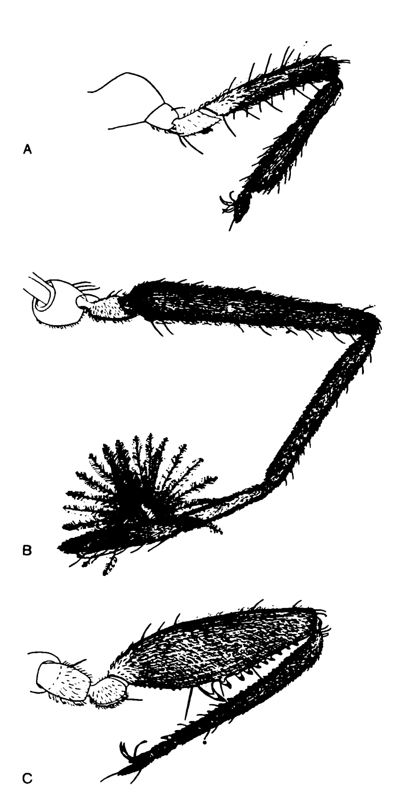


Figura 5-6 *Patas primera (A), segunda (B) y tercera (C) del macho del hemíptero patinador* Rhagovelia flavicincta. *La pata intermedia lleva una aleta de propulsión plumiforme. (Según Coker y cols.*[17]*.)*

Las variaciones de la tensión superficial dependientes de la temperatura y de la salinidad son poco importantes frente a las debidas a otras causas. En las aguas naturales generalmente se miden valores más bajos, por la intercalación y expansión en la interfase de sustancias tensioactivas, sea de origen natural, sea introducidas por el hombre, como cuando se usan capas monomoleculares de alcoholes (hexadecanol, por ejemplo) para retardar la evaporación de superficies acuosas. Si, por ejemplo, a 20°C la tensión aire/agua es de 72,75 dinas cm^{-1} y existe una sustancia asequible (un compuesto orgánico) tal que la suma de las tensiones entre dicha sustancia y el agua, y entre aquella y el aire, sea menor que la indicada aire/agua, una gota de la sustancia mencionada se extenderá en película delgadísima sobre el agua, que entonces se comportará como un líquido de tensión superficial rebajada frente al aire. En esto se basa un método muy simple para determinar la tensión superficial en aguas naturales[72]: se preparan mezclas escalonadas de sustancias, de manera que den líquidos de diversas tensiones superficiales (por ejemplo: mezclas de alcohol láurico y aceite de parafina, o soluciones del 0,2 al 1,5 % de alcohol n-dodecílico en aceite mineral). Se ensaya el comportamiento de los líquidos de esta escala echando gotas de los mismos sobre el agua problema. La tensión superficial de ésta está comprendida entre la de la mezcla que queda en forma de gota lenticular gruesa y la de la que se extiende en lámina delgada.

En las aguas dulces naturales la tensión superficial suele ser alrededor de un 10 % inferior a la del agua pura[8] y es especialmente baja en las aguas turbosas amarillentas, ricas en materia húmica, donde se suelen medir tensiones de solamente cincuenta y tantas dinas cm^{-1} (una fina capa de ácido oleico da una tensión superficial de unas 40 dinas cm^{-1}). En el mar es aún más baja, frecuentemente un 30 % menos de la que corresponde al agua pura. Muchos organismos producen sustancias tensioactivas, lo que es notorio sobre las praderas de las grandes *Macrocystis* de la costa americana del Pacífico, y, en el agua dulce, donde hay vegetación de plantas flotantes. Entre ellas se puede ver cómo la gota de una misma mezcla usada para medir la tensión superficial, tiene tendencia a tomar forma globosa al aproximarse a las hojas flotantes y a extenderse al alejarse de aquéllas. En el mar, la abundancia de organis-

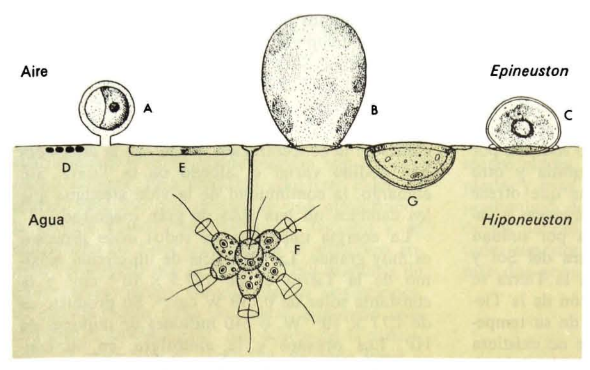


Figura 5-7 *Algunos organismos microscópicos del neuston de agua dulce. A,* Chromophyton rosanoffii = Ochromonas vischeri, *crisofícea; B,* Botrydiopsis arhiza, *heteroconta; C,* Nautococcus emersus, *clorofícea; D,* Lampropedia hyalina, *bacteria; E,* Navicula sp., *diatomea; F,* Codonosiga botrytis, *craspedomonadácea; G,* Pyxidicola sp., *rizópodo. Véase también fig. 2-38-A. (Según F. Ruttner,* Grundriss der Limnologie, *Walter de Gruyter, Berlín, 1962.)*

mos planctónicos que producen materia orgánica soluble *(Thalassiosira)* va frecuentemente acompañada de formación de espuma. El grado de persistencia de la espuma formada agitando el agua es buen indicio de la presencia de sustancias tensioactivas: en los cultivos densos de fitoplancton la tensión se halla de ordinario muy disminuida.

Componentes de los vertidos domésticos e industriales, especialmente los detergentes, tienen intensa acción tensioactiva y en todas las aguas muy influidas por la civilización, la tensión superficial está rebajada.

La tensión superficial tiene importancia en la biología de organismos del neuston. El neuston es la comunidad que vive, precisamente, asociada a la película superficial. El cuerpo de los insectos y otros animalitos hidrófugos deprime la superficie formando un ángulo característico [47] que es función de la naturaleza del revestimiento del animal y de la tensión superficial. Por lo tanto, el empuje hacia arriba del menisco que se forma varía según aquella tensión. Podúridos, gerrísidos, girínidos y otros insectos se encuentran en este caso y viven mejor en aguas de tensión superficial no rebajada, es decir en aguas limpias corrientes. Este género de vida no está limitado al agua dulce, pues hay hemípteros patinadores *(Halobates* en alta mar, *Trochopus* entre manglares) en la superficie de los mares tropicales. El problema de la suspensión lleva asociado el de la locomoción: en algunos insectos *(Rhagovelia)* existen apéndices a modo de plumas (fig. 5-6) que se hunden en el agua por debajo del nivel de los tarsos aplicados a la superficie [17].

Crustáceos *(Notodromas, Scapholeberis)* y larvas de insecto *(Anopheles)* del hiponeuston, es decir, que tienen el cuerpo *dentro* del agua, poseen pelos especiales hidrófugos que los sujetan a la película superficial. Dispositivos semejantes se limitan en otros insectos al extremo de los sifones (pág. 44, fig. 2-12). Otros organismos microscópicos de la película superficial *(Euglena, Chlamydomonas, Nautococcus,* fig. 5-7) producen laminillas mucosas, que son eficaces probablemente por actuar como rebajadoras de la tensión superficial del agua. En estos organismos, la persistencia de tal localización es una obvia ventaja en su competencia con organismos propiamente planctónicos, sometidos a un mayor riesgo de sedimentación. Un número considerable de especies de bacterias y algas, algunas tan típicas como *Ochromonas vischeri (=Chromophyton rosanoffi)* que forma un polvillo verdedorado *encima* de la superficie del líquido, son características del neuston de agua dulce [4].

Las propiedades de las interfases se aprovechan en la interacción entre diversas especies. El coleóptero *Stenodus* escapa de *Gerris* vertiendo una sustancia tensioactiva, que hace avanzar al coleóptero como el trocito de alcanfor a los barquichuelos de juguete, a la vez que inestabiliza al hemíptero que se apoya en la película superficial. Se puede provocar el hundimiento de los *Gerris* añadiendo hexadecanol al agua, con lo que la tensión superficial baja a 35-40 dinas cm^{-1}.

LA CIRCULACIÓN ATMOSFÉRICA Y OCEÁNICA

La Tierra, en el espacio, se comporta como un componente de un sistema que disipa energía. Recibe energía del Sol y emite radiación en el espacio. La existencia de un núcleo rígido rodeado por dos cubiertas superpuestas, una líquida y otra gaseosa, hace que las características que ofrece nuestro planeta a la vida sean heterogéneas y variables. La radiación solar recibida por unidad de superficie es función de la altura del Sol y para cada punto de la superficie de la Tierra se integra de manera distinta. La emisión de la Tierra es proporcional a una potencia de su temperatura. En una Tierra sólida, en que no existiera más transporte del calor que por conductividad, se establecerían gradientes térmicos muy fuertes, con temperaturas altísimas en el Ecuador y muy bajas en los polos.

Las envolturas fluidas hacen que las cosas ocurran de manera distinta. La radiación de onda larga es poco absorbida por la atmósfera e intensamente absorbida por el agua. El calentamiento del agua y de las capas inferiores de la atmósfera en contacto con ella determinan una disminución de densidad y amplios movimientos convectivos. Estos movimientos transportan calor de las zonas cálidas a las zonas frías: en los océanos, por ejemplo, el motivo fundamental en la circulación son las corrientes superficiales cálidas hacia los polos y el retorno profundo de agua fría hacia el Ecuador. En la atmósfera hay una circulación básicamente parecida, en la que juega un papel muy importante el vapor de agua, que al pasar a la atmósfera, toma calor en las áreas de intensa evaporación, y lo cede en las latitudes donde se condensa.

La composición de cualquiera de las circulaciones mencionadas a lo largo de los meridianos, con la rotación de la Tierra, hace desviar sus trayectorias hacia la derecha en el hemisferio Norte y hacia la izquierda en el Sur, dando como resultado movimientos en forma de grandes torbellinos. En estos torbellinos las fuerzas asociadas al movimiento están en equilibrio con fuerzas hidrostáticas relacionadas con las distribuciones de masa. La existencia de continentes de forma irregular, más extensos en el hemisferio Norte que en el Sur y aproximadamente extendidos según el sentido de los meridianos, introduce profundas modificaciones en cualquier modelo esquemático o idealizado de circulación atmosférica y marina. Puesto que los continentes han cambiado su extensión y su configuración en el curso de los tiempos (pág. 294), este simple hecho conduce a aceptar enormes cambios en los tipos de circulación en el curso de la historia de la Tierra. Dichos cambios han podido hacer variar sensiblemente la temperatura de la Tierra, aunque sólo entre ciertos límites, puesto que todo aumento de temperatura incrementa la emisión radiante de manera no lineal hasta que se alcanza un nuevo estado de equilibrio. Es seguro que variaciones en la concentración de CO_2 en la atmósfera han podido variar el albedo de la Tierra. Sin embargo, la continuidad de la vida atestigua que los cambios no han sido de gran magnitud.

La energía implicada en todos estos procesos es muy grande. La superficie de un círculo máximo de la Tierra es de $127{,}5 \times 10^{16}$ cm^2 y la constante solar de 0,139 W cm^{-2}. Su producto es de $1{,}77 \times 10^{17}$ W, o 240 millones de millones de HP. Los océanos y la atmósfera, en su conjunto, funcionan como una enorme máquina térmica de esta potencia. Sólo una fracción insignificante de la misma (pág. 435) anima realmente la biosfera. Pero, indirectamente, el resto tiene también importancia para la vida. Templa y hace habitable una gran extensión de su superficie, e interviene directamente en la evapotranspiración de las plantas y en el «metabolismo cultural» humano (figs. 27-3 y 27-4).

La organización que adquiere aquella máquina térmica se refleja en la distribución de los distintos tipos de ambientes. En unas áreas hay exceso de evaporación, otras tienen exceso de lluvia: ciertas zonas marinas quedan casi agotadas de elementos nutritivos, que migran hacia otras áreas y afloran en ellas. La heterogeneidad de la biosfera se basa en la acomodación sobre una masa sólida de las envolturas fluidas y en las modalidades de su interacción.

Cualquier sistema del tipo de las atmósferas e hidrosferas, incluyendo sistemas con una matriz sólida, como el suelo, puede examinarse desde dos puntos de vista: tratando de comprender los rasgos generales de su funcionamiento y estructura o bien explorándolo y describiéndolo geográficamente [104]. Por otra parte, el análisis puede consistir en seguir cierta masa de aire o agua, o bien en definir un espacio y caracterizar las entradas y salidas, aspectos complementarios que pueden calificarse respectivamente de lagrangiano y euleriano [113].

Circulación atmosférica

La atmósfera se calienta en los trópicos y se enfría en latitudes altas, de manera que si la distribución de la temperatura se mantiene estacionaria es a condición de que exista un transporte de calor del Ecuador a los polos. Los casquetes polares son los que emiten o reflejan más radiación; pero la mayor absorción de radiación se

realiza un poco más al norte o un poco al sur de la línea ecuatorial, y preferentemente en el sur, pues los océanos absorben mejor que las masas continentales; en el mismo Ecuador, la nubosidad reduce la absorción.

La atmósfera se puede comparar a una máquina termodinámica cuya caldera son los mares subtropicales y cuyos condensadores son los casquetes polares. Esta máquina convierte calor en energía cinética, que promueve una circulación: la energía cinética se disipa por fricción y se reconvierte en calor que irradia al sumidero común constituido por el espacio. Una máquina de estas características cumple ciertas condiciones. El calentamiento debe efectuarse a presión más alta que el enfriamiento. Así ocurre en la atmósfera: la absorción de radiación de onda larga y la condensación del vapor de agua se verifican a baja altitud, mientras que la pérdida de calor por irradiación hacia el espacio se efectúa en las nubes altas. El vapor de agua es el fluido importante en el funcionamiento de la máquina atmosférica. La evaporación de agua es máxima en la superficie del mar y a la latitud de los alisios, en un aire que es particularmente seco. En estas condiciones, la evaporación alcanza valores de cerca de 140 cm por año, lo que representa una transferencia de calor de evaporación de 70 o más kilocalorías por cm^2 y año. El intercambio de calor es mayor en un mar agitado que en una superficie especular y las olas son la causa (a la vez que la consecuencia) de un mayor intercambio entre atmósfera e hidrosfera.

El mar tiene mayor importancia que la superficie de la tierra, no sólo por la evaporación y las olas, sino también porque las aguas marinas están en movimiento y ellas mismas forman otra máquina termodinámica paralela a la atmosférica y engranada con ella, contribuyendo similarmente al transporte de calor, en cantidad variable según el espesor de la capa superficial de mezcla y según la intensidad de las corrientes marinas, que dependen básicamente de los vientos dominantes. El mar reacciona a los cambios de la circulación atmosférica con cierta flexibilidad, conservando siempre una mayor estabilidad por la densidad del agua, su capacidad calorífica y la ingente energía cinética almacenada en la circulación marina; en otras palabras, actúa de volante regulador en el sistema atmósfera/hidrosfera. Las escalas de tiempo y espacio en lo que concierne a la previsibilidad son diferentes en la atmósfera y en los océanos [81].

En una sección meridiana ideal de la atmósfera se reconoce una célula de circulación a cada lado del Ecuador (fig. 5-8). El viento a baja altura se dirige hacia el Ecuador, el aire cargado de humedad asciende en el mismo Ecuador, dando la zona de máxima pluviosidad (fig. 3-6), para desviarse hacia los polos y descender. Estas células de circulación, en forma de rodillos o toros que rodean la Tierra son muy constantes, y se extienden hasta aproximadamente la latitud de 30°.

Entre dicho límite y los polos se reconocen en cada hemisferio otras dos células similares, pero menos claras, de forma que en las latitudes templadas y frías la circulación es más irregular, con predominio del tipo zonal, o sea en el sentido de los paralelos. Se puede decir que, en las latitudes superiores a 30°, los vientos tienden a formar dos grandes giros o ciclos, centrados en los

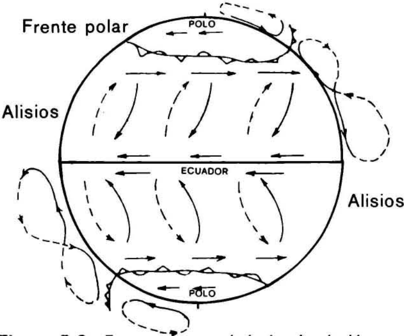


Figura 5-8 *Esquema general de la circulación atmosférica, con tres bandas o células en cada hemisferio. Las flechas enteras indican la circulación en las capas inferiores; las flechas de trazos, la circulación en niveles elevados. (Según Wiesner [119].)*

respectivos polos. Su eje es el chorro de aire polar, de posición variable, alrededor de los 60° de latitud y los 10 000 metros de altura (fig. 5-9). Un viento que girara de Oeste a Este, según un paralelo, no contribuiría en nada al transporte de calor, que debe hacerse según los meridianos, si no fuera por perturbaciones secundarias que lo hacen serpenteante, con un número bajo, aunque no fijo, de sinuosidades (ondas de Rossby, figura 5-9). Estas perturbaciones aparecen como desviaciones casuales que se amplifican a sí mismas, de manera no esencialmente distinta a los meandros de la corriente del Golfo y aun de los meandros de un río. Su número guarda proporción con las características del sistema entero.

El sistema, mirado desde el polo, ofrece una figura estrellada, con varios lóbulos, que llevan

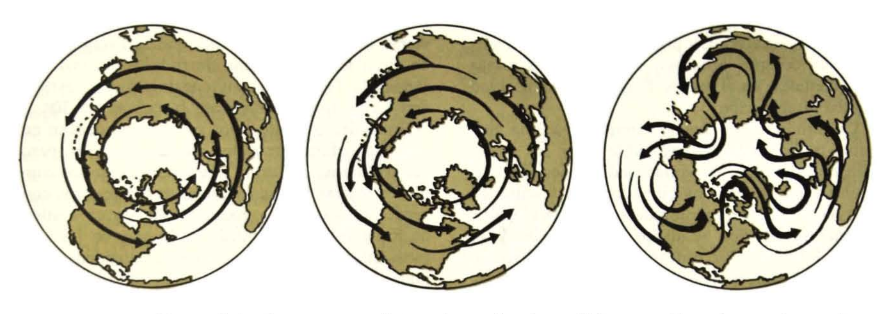
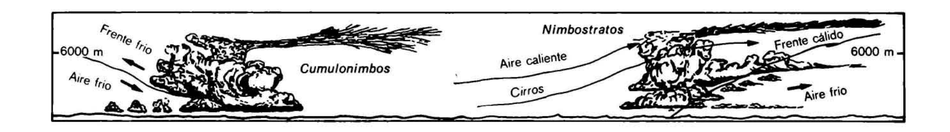


Figura 5-9 *Tres etapas en la transformación de un flujo geostrófico circumpolar regular en una corriente sinuosa. Este resulta mucho más efectiva en el transporte de calor del Ecuador a los polos, y genera nueva turbulencia. (Según R. Fraser,* The habitable Earth, *Basic Books, New York, 1964.)*

a latitudes bajas aire seco polar y conducen aire húmedo a latitudes altas. Los extremos de los lóbulos se desprenden en forma de torbellinos independientes o ciclones, que se mueven hacia el Este girando en sentido opuesto al de las agujas del reloj, en el hemisferio Norte. Este esquema general explica la formación de depresiones limitadas por relativas discontinuidades (frentes) o perturbaciones que circulan hacia levante, barriendo la superficie a una velocidad comprendida generalmente entre 500 y 1500 km por 24 horas y que constituyen la característica más importante de la meteorología y climatología de las regiones templadas.

No existe la simetría que cabría esperar entre los hemisferios, pues en el hemisferio austral, la



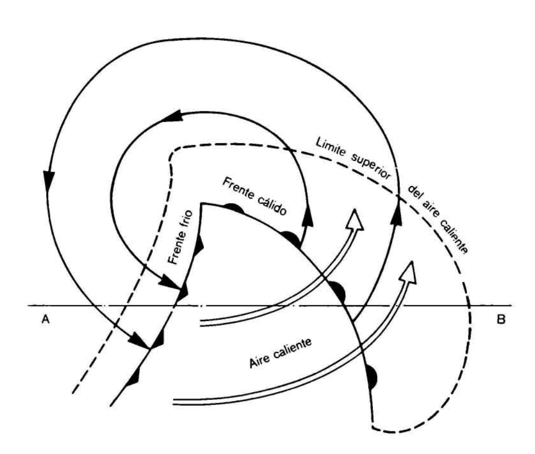


Figura 5-10 *Esquema de los sistemas de nubes que acompañan a un frente cálido y a un frente frío, aproximadamente según la sección A-B.*

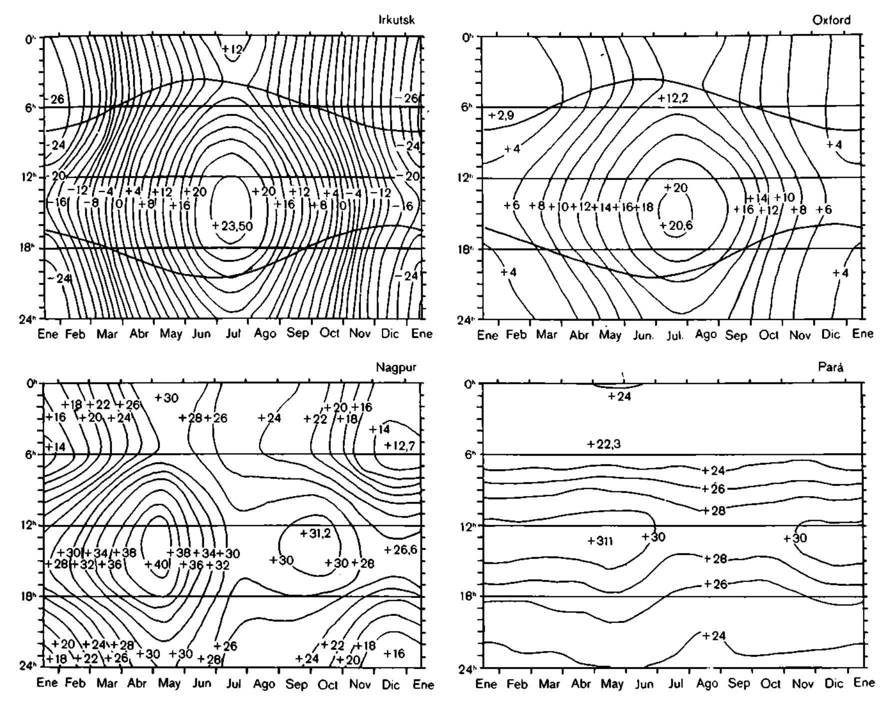


Figura 5-11 *Variación de la temperatura en función del mes del año, de la hora del día (y de la duración del día, comprendida entre las dos líneas aproximadamente transversales), en cuatro localidades, Irkutsk a 52°16'N, es ejemplo de clima continental extremado; Oxford, a 51°46', de clima oceánico templado; Nagpur, a 21°9'N, de clima cálido de monzón; Pará, a 1°27'S, de clima tropical lluvioso. (Según C. Troll,* Thermische Klimatypen der Erde, *Pettermanns geogr. Mitt., 1943.)*

corriente *geostrófica* o en equilibrio con la rotación de la Tierra es mucho más regular, es decir, con menos sinuosidades, lo que se relaciona con la distinta distribución de tierras y mares. Esta diferencia tiene gran importancia en la distribución de los ecosistemas y ha podido tenerla en la evolución, al someter los individuos de un determinado hemisferio —actualmente el boreal— a un clima más cambiante que el del hemisferio opuesto.

Las perturbaciones aparecen y circulan en los límites de grandes masas de aire que se caracterizan por su temperatura (polares, tropicales) o por su grado de humedad (aire continental, más seco; aire marítimo, más húmedo). Estas masas de aire están asociadas con centros de altas o de bajas presiones, y sus características se reflejan en mapas promediados para las distintas estaciones.

Las discontinuidades o fuertes gradientes entre distintas masas de aire van siendo continuamente alterados por el paso de frentes. Se distinguen frentes cálidos y frentes fríos. En un frente cálido una masa de aire a temperatura más alta avanza en plano inclinado sobre el aire más frío y se superpone a él; en un frente frío el aire a temperatura más baja se insinúa por debajo del aire más cálido obligándolo a ascender. El paso de una depresión formada por aire más ligero y de temperatura superior comporta la sucesión de dos frentes, primero un frente cálido y luego un frente frío, y va acompañado de un sistema característico de nubes (fig. 5-10). El frente cálido va precedido, ya desde 700 km antes de llegar al suelo, por cirros y altostratos, y acompañado y seguido por altocúmulos; al pasar el aire cálido baja la presión, pasan estratos, nimbostratos y cúmulonimbos y son habituales las precipitaciones. El

frente frío va precedido por cirros y acompañado por nimbostratos y cúmulonimbos; detrás de él apenas quedan más que algunos cúmulos bajos. Los sistemas de frentes continúan por debajo de las ondas de Rossby y están mucho más sujetos a las irregularidades de la parte baja de la atmósfera.

Los frentes fríos avanzan más aprisa que los cálidos y los rebasan, resbalando sobre la masa de aire frío anterior al frente cálido. En este caso se habla de oclusión del frente que deja un residuo de inestabilidad en forma de un centro de baja presión que tiene vida propia, constituyendo un ciclón, que gira en sentido contrario al de las agujas del reloj (en el hemisferio Norte). Los ciclones de origen tropical o subtropical adquieren sus características por mecanismos algo diferentes y son particularmente destructivos por llevar mucha energía, dando lugar a vientos de velocidades entre 100 y 200 km h^{-1}.

Según los años, las depresiones circulan más al Norte o más al Sur, con lo cual cambia la importancia de las lluvias sobre los continentes y su distribución en el tiempo. Donde las fluctuaciones son mayores, los ecosistemas muestran las consiguientes características de adaptación. La predicción de la situación atmosférica es forzosamente más imprecisa que la predicción hidrosférica. En el mar, la capacidad de predicción por un período de un mes guarda relación con el conocimiento de la situación sobre un orden de dimensiones de algo más de 100 km. En la atmósfera, una predicción mucho más breve requiere el conocimiento de la situación en un orden de dimensiones de millares de kilómetros o más. Pronto se alcanza, pues, el límite del tamaño de la Tierra.

Las propiedades dinámicas de cualquier envoltura fluida se reflejan en la comparación de dos campos, un campo de presiones (superficies isobaras) y un campo geopotencial (superficies de nivel o isogeopotenciales). En el estudio de la atmósfera, se prefiere representar cómo se distribuyen las presiones sobre una superficie de nivel (suele ser el nivel del mar). Para que un gradiente de presión sea estable es preciso que opere una fuerza opuesta a dicho gradiente según la superficie de nivel. Dicha fuerza resulta de la composición entre una corriente del fluido, que

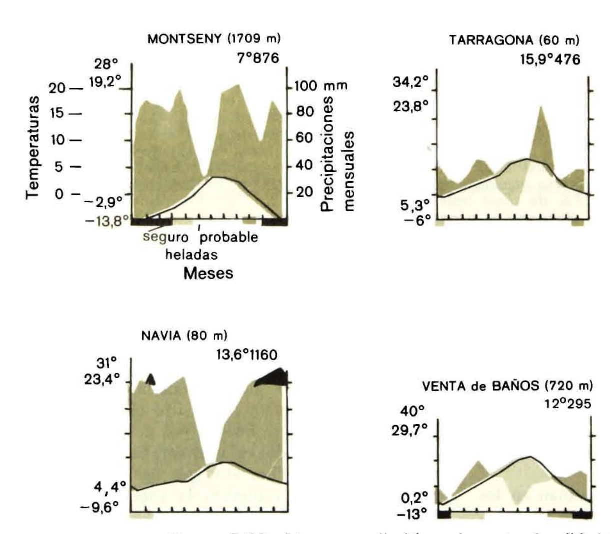


Figura 5-12 *Diagramas climáticos de cuatro localidades españolas. Para cada mes se representa la precipitación media, en color, escala a la derecha, y la temperatura media por la línea y escala a la izquierda. En la parte alta se indican la temperatura media anual y la precipitación total anual. En la escala de temperaturas se indican, de arriba abajo, la máxima absoluta, media de las máximas del mes más cálido, media de las mínimas del mes más frío y mínima absoluta. En la parte de inferior se señala la probabilidad de heladas en una escala de tres grados (ausentes, probables y seguras). (Según J. L. Allué,* Subregiones fitoclimáticas de España, *Min. Agric., Madrid, 1966.)*

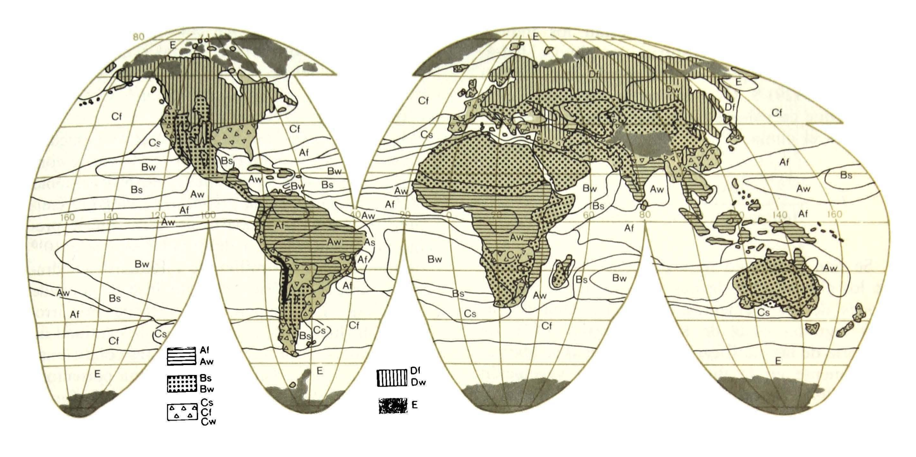


Figura 5-13 *Representación simplificada de la distribución mundial de los climas, según el sistema de Köppen. A, climas tropicales sin estación fría, temperatura del mes más frío superior a 18 °C; Aw, un mes por lo menos en la estación más fría recibe menos de 60 mm de lluvia; Af, sin período seco. B, climas secos; Bs, climas de estepa, en los que la precipitación anual, expresada en cm, da una cifra igual por lo menos a dos veces la temperatura media en °C; Bw, climas desérticos, en los que la precipitación anual en cm queda comprendida entre una y dos veces la temperatura media anual en °C. C, climas lluviosos templados, en los que la temperatura del mes más caluroso excede de 10 °C y la del mes más frío puede quedar entre —3° y +18 °C; Cs, el mes más lluvioso de la estación fría recibe tres veces o más la cantidad de lluvia del mes más seco de verano; Cf, sin periodo seco, lluvia distribuida todo el año con pequeñas irregularidades; Cw, el mes más lluvioso de la estación calurosa recibe una cantidad de agua más de diez veces superior a la que cae durante el mes más seco de la estación fría. D, climas boreales con la media de enero por debajo de —3 °C y la media de julio por encima de +10 °C; Df, sin período seco; Dw, el mes más lluvioso de la estación calurosa recibe una cantidad de lluvia más de diez veces la caída en el mes más seco de la estación fría. E, climas fríos, más allá del límite de los bosques, con la temperatura media del mes más cálido inferior a 10 °C.*

sigue precisamente a lo largo del gradiente, y la velocidad angular de la Tierra en el punto que se considere. Esta última constituye la componente de Coriolis y es igual a $1/(2\,\omega \text{ sen } \varphi)$, expresión en la que ω es igual a la velocidad angular de la Tierra ($7{,}29 \times 10^{-5}\ s^{-1}$) y φ es la latitud. Cuanto más fuerte es el gradiente, más intenso será el viento si el sistema tiene cierta persistencia. Colocándose en un centro de alta presión el viento alrededor de él gira en el sentido de las agujas del reloj (anticiclón), y en sentido contrario a ellas alrededor de un centro de baja presión (ciclón). Esto es válido para el hemisferio Norte; en el hemisferio Sur los sentidos están cambiados.

Aunque el parámetro más característico de las propiedades dinámicas de la atmósfera es la presión, desde un punto de vista geográfico descriptivo y en relación con los organismos tienen mucha mayor importancia las distribuciones de temperaturas y lluvias, que resultan de la operación de los principios generales que se han indicado. Su distribución está sometida a irregularidades, particularmente grandes en la zona templada, de manera que para cada pequeña área de la superficie de la Tierra sólo se puede hablar de promedios estadísticos, que llevan asociadas sendas variancias que tienen igualmente gran importancia. Los valores medios mensuales de temperatura y de precipitación, promediados sobre cierto número de años, constituyen la caracterización del clima más usada en ecología. Su representación gráfica se hace de distintas formas (fig. 5-12 y 5-13), procurando que den idea de características tan importantes como son la fluctuación anual y el déficit de evaporación. Se han propuesto muy diversos índices para ofrecer una expresión aún más compendiada del clima. El análisis de los componentes principales de los elementos del clima es el enfoque correcto del problema.

Como aproximación empírica están los índices que combinan temperaturas y pluviosidades, como, por ejemplo, el índice de higrotermia (Amann, 1929)[38]. O el índice de Martonne, muy usado, que da valores tanto más bajos cuanto más árido es el clima:

$$I = \frac{\text{lluvia anual en mm}}{\text{temperatura media anual} + 10}$$

Se han propuesto muy diversas clasificaciones de los climas sobre la base de distintas combinaciones de los elementos climáticos. Una de las más seguidas es la de Köppen[62] (fig. 5-13). La mayoría de las clasificaciones climáticas se apoyan fuertemente en la distribución de la vegetación (pág. 399). Se comprende que una clasificación de los climas, cuando se hace desde el punto de vista humano, es decir, de un organismo, tenderá a coincidir con una clasificación de los ecosistemas, y la geografía de los climas y la de los ecosistemas confluyen y se superponen.

Consecuencias directas de la circulación atmosférica sobre los organismos

La circulación atmosférica a gran escala contribuye a la dispersión de los organismos[55]. Las mejores pruebas las proporcionan insectos —y otros animales— que el viento traslada a áreas de expatriación, donde la especie no se puede mantener. Es el caso de mariposas circunmediterráneas trasladadas a Centroeuropa, o de especies del Mediterráneo occidental y Norte de África que se han recogido en Inglaterra *(Spodoptera exigua,* por ejemplo; fig. 5-15), o formas trasladadas a lo largo de las costas orientales de Asia (la mariposa *Pseudaletia separata)*. Tales migraciones en un sentido coinciden siempre con situaciones de tiempo especialmente favorables, es decir, con velocidades del viento conmensuradas con la distancia recorrida por los animales.

Algunos casos de migración de América a Europa (el lepidóptero *Phytometra biloba,* otros insectos y en algunos casos, también aves) se atribuyen a situaciones excepcionalmente favorables de vientos muy intensos. Si se tiene en cuenta el tipo general de circulación atmosférica, el transporte es más fácil de Oeste a Este que viceversa. Sin embargo, una fuerte tormenta, en enero de 1937, arrastró a muchos zorzales reales *(Turdus pilaris)* de Europa occidental a Groenlandia. El sentido preferente del transporte a gran distancia por el viento puede tener interés biogeográfico y evolutivo, por ejemplo, en los eufilópodos de aguas esteparias y en tantos otros animales, en los cuales las probabilidades de colonización, invasión o contaminación genética procedentes del Oeste son mayores que las procedentes del Este.

Algunas especies que vagan o migran se pueden asociar con determinadas masas de aire o se concentran bajo ciertas situaciones atmosféricas, como ocurre con *Schistocerca gregaria,* la langosta emigrante de África y Sudoeste de Asia, que se presenta en enjambres con densidades de hasta 10^{10} individuos sobre un millar de kilómetros cuadrados. El área geográfica de este insecto coincide con regiones de régimen pluviométrico muy irregular, con fluctuaciones anuales en la cantidad de agua llovida superiores al 30 %. Estas condiciones han seleccionado a herbívoros con una portentosa tasa de multiplicación y gran agilidad, de forma que pueden aprovechar áreas favorables cuya localización cambia de año en año. Los enjambres aparecen asociados con las convergencias en la circulación atmosférica. La presencia accidental de este insecto en el oeste de la Península Ibérica se relaciona con situaciones del tiempo peculiares, análogas a las que facilitan la llegada de mariposas meridionales a Gran Bretaña (fig. 5-16)[55, 96, 116].

La emigración de insectos y aves a través de pasos en las montañas está frecuentemente asociada a vientos importantes; pero es un fenómeno más local. De todas maneras indica el papel que el viento desempeña, que puede ser de sentido negativo en relación con los animales propios de áreas más o menos insulares, sometidas a un viento intenso, que significa siempre su traslado a ambientes menos favorables. Cualquier reducción de este riesgo representa un aumento de la probabilidad de supervivencia.

En este sentido se interpreta la reducción de las alas, que no se manifiesta sólo entre los coleópteros, donde se trata de un tipo frecuente de regresión, incluso en otros ambientes, sino también en grupos de animales tan típicamente voladores como son los dípteros. Los insectos de las islas Kerguelen y del alto Kilimanjaro, presentan ejemplos muy convincentes[95]. Insectos que viven a más de 4200 metros en el Kilimanjaro son ápteros o braquípteros (fig. 5-17). Esta característica morfológica puede combinarse con formas especiales de comportamiento, o estar sustituida por ellas, como buscar refugio bajo piedras, o inmovilizarse, o dejarse caer al suelo, cuando el viento agita la planta en que están posados los insectos, o hacer coincidir los períodos de actividad con los de calma atmosférica.

El viento tiene importante efecto sobre la conformación de las plantas crecidas. Puesto que el crecimiento es mayor al abrigo del viento, en lo-

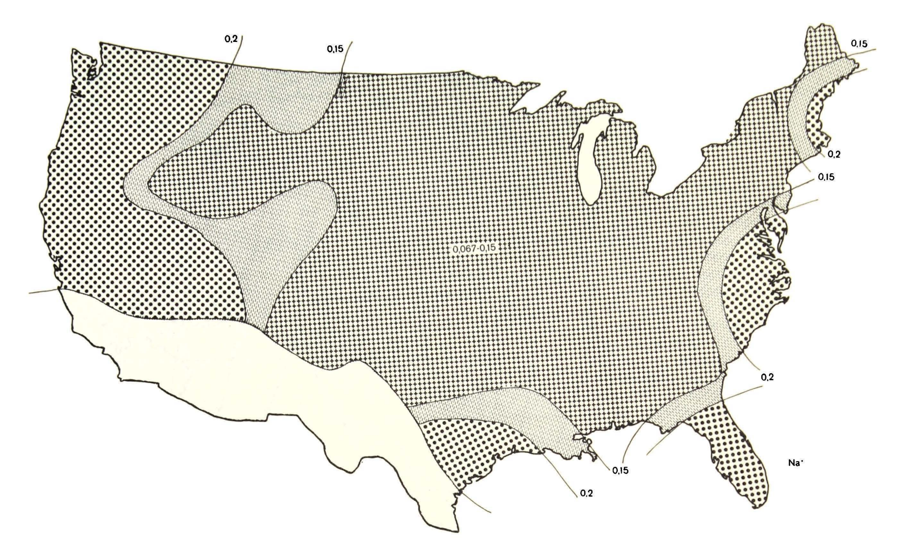
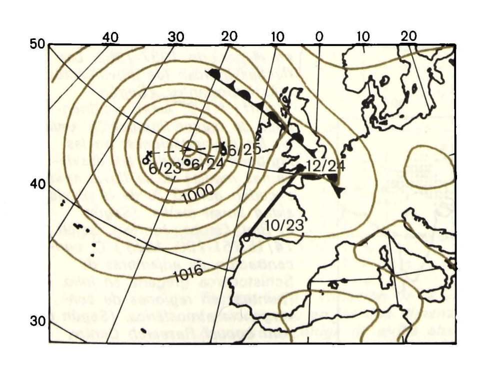


Figura 5-14 *Concentración de sodio, en mg por litro de agua de lluvia caída en los Estados Unidos. Las mayores concentraciones (por encima de 0,2 mg l^{-3}) se encuentran en las zonas mas influidas por la proximidad de mar, más extensas en el W que en el E, por causa de la dirección preferente de la circulación atmosférica. (Datos resumidos por T. G. Wolaver,* U. S. Precipitation Chemistry, *Chapel Hill, 1972.)*





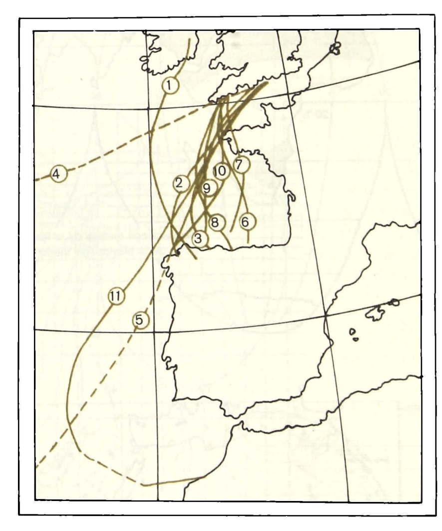


Figura 5-15 *La mariposa* Spodoptera exigua, *algunas rutas probables de su inmigración en Inglaterra durante los meses de mayo y junio (derecha), y una situación típica del tiempo (24 mayo 1951) que puede explicar su transporte (abajo). (Según Hurst, en Johnson*[55]*.)*

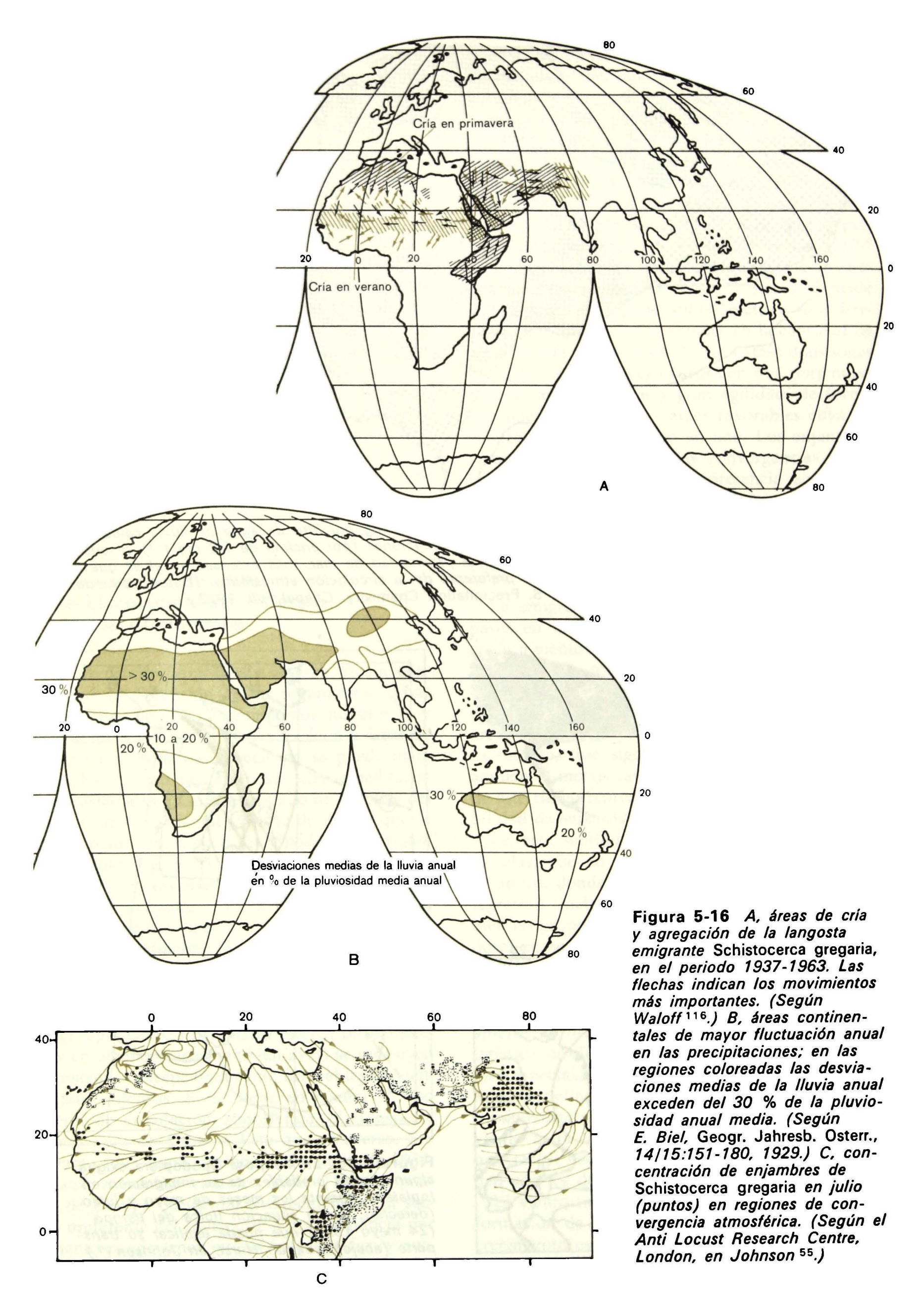


Figura 5-16 *A, áreas de cría y agregación de la langosta emigrante* Schistocerca gregaria, *en el periodo 1937-1963. Las flechas indican los movimientos más importantes. (Según Waloff*[116].*) B, áreas continentales de mayor fluctuación anual en las precipitaciones; en las regiones coloreadas las desviaciones medias de la lluvia anual exceden del 30 % de la pluviosidad anual media. (Según E. Biel,* Geogr. Jahresb. Osterr., *14/15:151-180, 1929.) C, concentración de enjambres de* Schistocerca gregaria *en julio (puntos) en regiones de convergencia atmosférica. (Según el Anti Locust Research Centre, London, en Johnson*[55].*)*

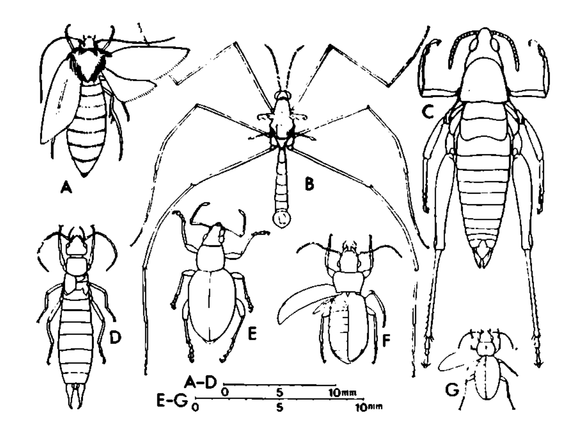


Figura 5-17 *Insectos no voladores que viven por encima de los 4200 m de altura en el Kilimanjaro. A,* Saltia acrophylax, *hembra braquíptera; B,* Tipula subaptera, *micróptero; C,* Parasphera pulchripes, *áptero; D,* Forficula triangulata, *micróptero; E,* Parasystatiella agrestis, *con élitros fusionados; F,* Plocamotrechus kilimanus, *micróptero; G,* Peryphys sjoestedti, *micróptero. Apteros, sin alas; micrópteros, de alas vestigiales; braquípteros, formas de alas pequeñas en las especies polimorfas. (Según Salt* [95]*.)*

calidades sometidas a vientos constantes el desarrollo de un vegetal no es muy diferente al desarrollo de una duna (fig. 5-18), creciendo de manera asimétrica. Especialmente en las costas o en lugares de la alta montaña se manifiesta el desarrollo asimétrico de los árboles. La vegetación baja y pulviniforme de la montaña es una reacción a viento de dirección menos constante. El viento tiene importancia asimismo en la renovación de los bosques, cuando rebasa los 70 km h^{-1} desgaja y derriba los árboles más débiles con lo que se producen claros.

En los ambientes con materiales sueltos (dunas, desiertos) el viento tiene efecto abrasivo sobre las superficies expuestas, con particular importancia cuando puede destruir revestimientos impermeables (epicutícula de los insectos). Las especies que sobreviven en tales condiciones tienen tegumentos

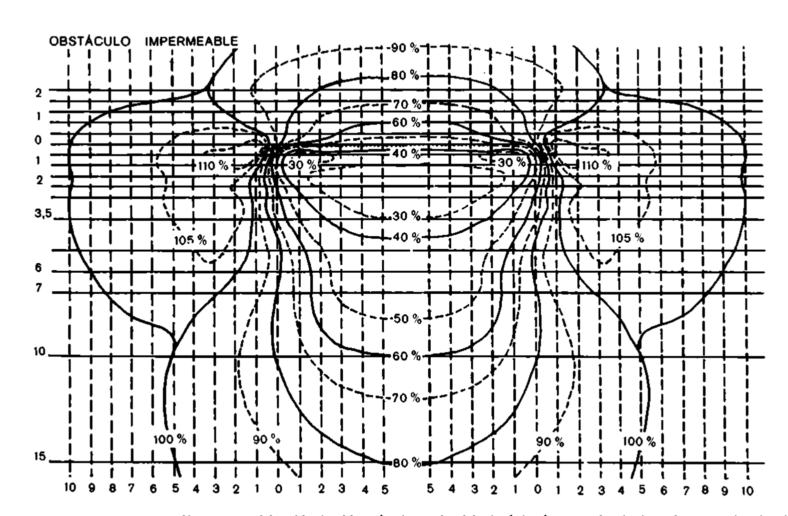


Figura 5-18 *Variación de la velocidad del viento alrededor de un obstáculo impermeable Los números, en las dos dimensiones, indican múltiplos de la altura del obstáculo. El viento se dirige de arriba abajo. (Según Nägeli.)*

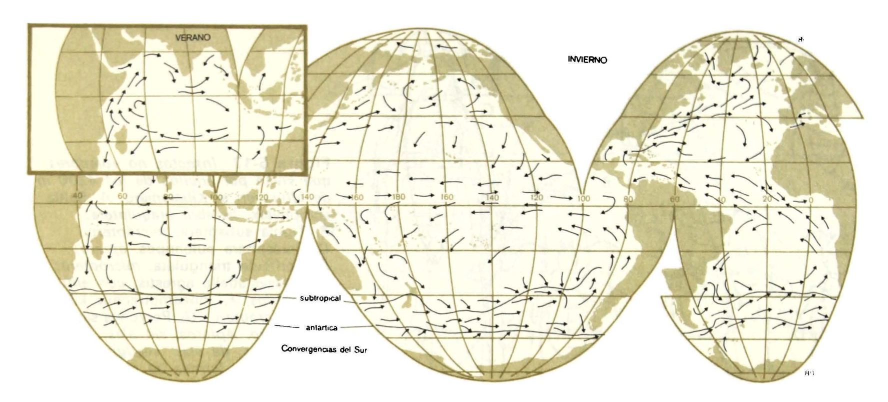


Figura 5-19 *Corrientes marinas superficiales de los océanos, en invierno; en el recuadro se representa la circulación en el Océano Indico durante el verano, cuando cambia considerablemente por el régimen de monzones. En los restantes océanos los grandes rasgos de la circulación no se alteran tan profundamente.*

resistentes, o permanecen mucho tiempo enterradas *(Cerastes,* escíncidos, coleópteros). Algunas aves que anidan en el suelo en lugares áridos construyen una especie de talud de piedras al lado del nido, que recibe los vientos dominantes.

La velocidad del viento en las capas bajas de la atmósfera, así como su capacidad de transporte, es función de la configuración de los diversos obstáculos e irregularidades del suelo. Algunos accidentes pueden incrementarse a sí mismos y adoptar formas y una evolución característica, como ocurre con las dunas (fig. 5-18); de esta manera aparecen estructuras heterogéneas que tienen importancia en la organización de los ecosistemas. La evolución de las mismas guarda ciertas semejanzas con estructuras dentro del agua o en su límite, como son los arrecifes (pág. 764).

Circulación marina

En sus líneas generales, las corrientes marinas superficiales (fig. 5-19) promedian y reflejan el esfuerzo de los vientos dominantes sobre la superficie del mar, con las restricciones que impone la continuidad del flujo y la existencia de continentes. Las corrientes se hallan en equilibrio con diferencias de densidad del agua, que resultan de procesos locales de evaporación, dilución, calentamiento y enfriamiento, es decir, la circulación generada por el *viento* se asocia a una circulación *termohalina.* Puesto que la densidad del agua de mar depende de la temperatura y de la salinidad, y el calor y las sustancias disueltas tienen distintos coeficientes de conductividad o difusividad, respectivamente (pág. 124), en el seno de toda masa de agua operan permanentemente mecanismos generadores de diferencias que son la base tanto de la estabilidad como de la circulación termohalina.

La mejor confirmación del papel del viento en la determinación de la circulación marina se tiene comparando las corrientes observadas con las corrientes que se deducen teóricamente de la distribución de los vientos sobre un océano [86]. El ejemplo de O'Brien, de la figura 5-20, se refiere al Pacífico. El esfuerzo del viento en la superficie depende también de la forma de la misma superficie, sus irregularidades y turbulencia (página 198). Una parte de la energía del viento se comunica a las corrientes *geostróficas* o de gradiente isobárico, es decir, aquellas corrientes que están en equilibrio con las distribuciones de masa, mientras que otra parte de dicha energía impulsa corrientes de tipo más transitorio. En la transmisión de movimiento entre un nivel y otro nivel inferior, o entre el aire y el agua, cualquier fuerza se combina con la velocidad angular de la Tierra, que introduce la llamada componente de Coriolis; su manifestación consiste en que la corriente secundaria se desvía hacia la derecha de la primaria, en el hemisferio Norte. Es frecuente que los vientos que soplan junto a una costa determinen la subida de aguas profundas, en un *afloramiento* local menos importante que los afloramientos oceánicos que luego se mencionarán. El viento aparta el agua de la costa (figura 5-21), de forma que dicha agua ha de ser

reemplazada por agua que asciende o que viene de alta mar a cierta profundidad. Este mecanismo es un importante agente de fertilización en algunas costas. Pues bien, los vientos más efectivos, por la desviación indicada, no son los que soplan

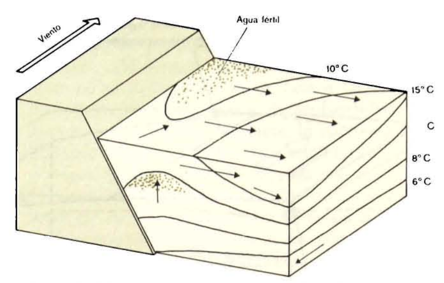
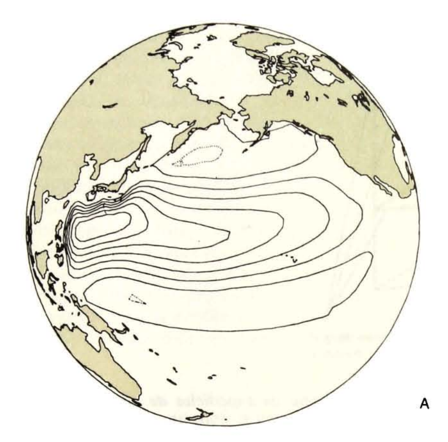


Figura 5-21 *Afloramiento costero bajo la acción del viento. El viento empuja el agua superfcial hacia afuera. Agua profunda, de menos de 10 °C de temperatura, rica en elementos nutritivos, remonta junto a la costa.*



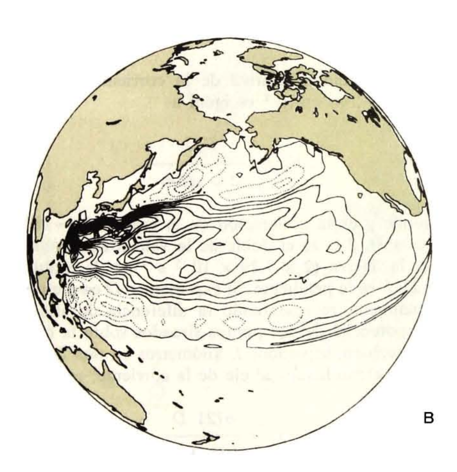


Figura 5-20 *Modelo de la circulación marina en el Pacífico, calculada en función de la distribución de los vientos. A, situación teórica después de seis días, a partir de un estado inicial de reposo. B, situación teórica a los 84 días. La circulación general es en el sentido de las agujas del reloj y la corriente es tanto más intensa cuanto más próximas están las líneas de flujo. Se señala bien la corriente del Kuroshio. (Según O'Brien [86].)*

perpendicularmente a la costa desde tierra, sino los que soplan paralela u oblicuamente (fig. 5-21). En virtud de este mecanismo un ciclón va asociado a una divergencia del agua marina, y un anticiclón a una convergencia. El ciclón provoca la ascensión de agua profunda y nutritiva, de forma que las rutas de los ciclones representan líneas de fertilización.

Las corrientes se pueden medir directamente por flotadores en superficie o entre dos aguas, por correntímetros de hélice o de molinete o por las diferencias de potencial que generan entre electrodos sumergidos a poca profundidad en el agua en puntos distantes, sobre una recta perpendicular al eje de la corriente (cinetógrafo geoeléctrico, GEK). Las grandes corrientes geostróficas se deducen por cálculo, a partir de las distribuciones de masa, de la misma forma que en meteorología los vientos de gradiente se computan sobre la cartografía de isobaras. Se parte de observaciones de la distribución de la densidad (o volumen específico) del agua en perfiles verticales más o menos distantes. Mientras que en meteorología se usan las diferencias locales de presión sobre determinada superficie de nivel, en oceanografía se ha convenido representar las distintas alturas de una superficie isobárica determinada sobre cierta superficie de nivel, expresándolas en metros dinámicos, que son una medida de geopotencial.

En un agua en reposo, superficies isobáricas y superficies de nivel deben coincidir, aunque no es posible determinarlo de manera rigurosa, de modo que en la práctica se da simplemente la distribución de las distancias relativas entre superficies isobáricas definidas, por ejemplo, entre 0 y 100, o entre 0 y 500 decibares. Sus valores resultan de la integración de las anomalías del volumen específico (pág. 160). El decibar equivale aproximadamente a un metro de agua y el metro

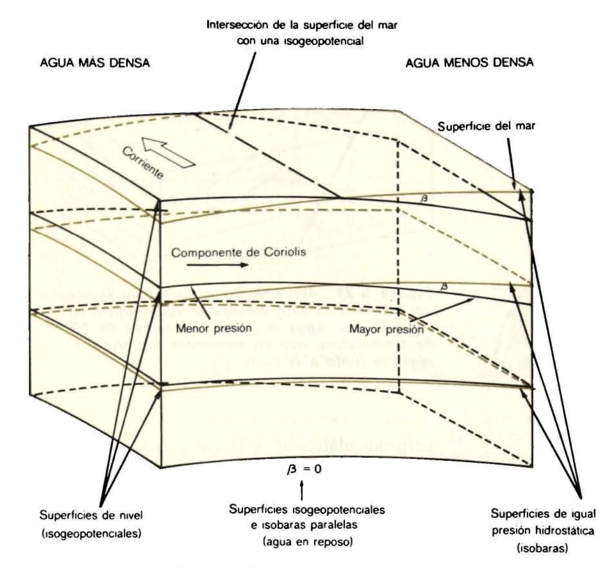


Figura 5-22 *Esquema de las relaciones entre un campo de superficies de nivel o* isogeopotenciales *y un campo de superficies de igual presión* o isobaras, *para explicar el cálculo de las corrientes a partir de las distribuciones de masa.*

dinámico es una medida del trabajo necesario para mover una masa unidad entre dos superficies de nivel y se define de manera que no sea muy diferente de un metro lineal. Por lo menos, cuando se opera con anomalías se puede considerar que los centímetros dinámicos equivalen aproximadamente a centímetros. Así, la topografía geopotencial de la superficie con referencia a un nivel muy profundo en el que se puede aceptar que existe equilibrio hidrostático en estado de reposo, nos indica aproximadamente los desniveles de la superficie del mar.

La velocidad de las corrientes de gradiente es proporcional a la inclinación de las superficies isobáricas; puesto que las diferencias horizontales locales de densidad son máximas en superficie y se van desvaneciendo en profundidad, dichas superficies isobáricas van siendo cada vez menos inclinadas en relación con las superficies de nivel y la intensidad de la corriente decrece con la profundidad, de manera casi general. En realidad, la corriente de gradiente tiene una velocidad tal que la componente de Coriolis, perpendicular a ella, compensa las diferencias de presión hidrostática sobre dos puntos en una línea perpendicular al eje de la corriente y sobre una superficie de nivel (fig. 5-22).

La velocidad relativa de la corriente de gradiente V, en cm s^{-1} es igual a

$$V = g \frac{D/L}{2\,\omega\ \operatorname{sen} \varphi}$$

donde g es la aceleración de la gravedad (~980 cm s^{-2}), 2 ω es el doble de la velocidad angular de la Tierra ($2 \times 7{,}29 \times 10^{-5}$ s^{-1}), φ la latitud y D/L es la pendiente. Si expresamos D en metros dinámicos, representando la diferencia de altura geopotencial de dos puntos situados sobre la misma isobara, separados L kilómetros en una dirección perpendicular al eje de la corriente, se tiene

$$V = \frac{6721\ D}{L\ \operatorname{sen} \varphi}$$

A una latitud media (42°12′) y una pendiente de 1 cm por km corresponde una velocidad de 100 cm s^{-1}, que es aproximadamente de dos nudos. En cualquier texto de Oceanografía se podrá encontrar una exposición menos condensada y más utilizable, si se necesita.

Puesto que la aceleración de Coriolis depende de la latitud, para una misma velocidad de la

corriente, el gradiente o pendiente de una superficie isobárica (D/L) es mínimo en el Ecuador y máximo en los polos. El sentido de la corriente en equilibrio es tal que en el hemisferio Norte gira en el sentido de las agujas del reloj alrededor de los centros de mayor altura geopotencial (anticiclones marinos) y en sentido contrario alrededor de los puntos más deprimidos. Ya que el equilibrio hidrostático requiere agua más densa, agua que asciende de las capas profundas, en las áreas de menor altura geopotencial y viceversa, los anticiclones van asociados a convergencias biológicamente pobres y los ciclones a divergencias fértiles. La propagación del arrastre en profundidad, con las consabidas desviaciones, permite comprender las distribuciones de masa y de flujo, hacia abajo, en cada uno de los dos tipos fundamentales de grandes estructuras marinas. En el hemisferio Sur, los sentidos de giro asociados con las correspondientes estructuras son precisamente inversos. En el Ecuador se observa una situación singular, pues la corriente se desvía a un lado y a otro, creando una divergencia axial. La línea ecuatorial es, por tanto, de mayor fertilidad que las áreas adyacentes. La corriente geostrófica superficial en el Ecuador va de Este a Oeste; pero entre unos 50 a 200 metros de profundidad, después de una inversión completa, la corriente fluye de Oeste a Este. En el Pacífico esta contracorriente ecuatorial profunda es conocida con el nombre de corriente de Cromwell, alcanza velocidades notables, de hasta 150 cm s^{-1} en su eje y el agua que transporta es algo más de la mitad de la de cualquiera de las más importantes corrientes marinas (Kuroshio y Corriente del Golfo).

Los sistemas oceánicos de circulación

En sus rasgos fundamentales, la circulación marina a gran escala consiste en amplios torbellinos o circuitos anticiclónicos situados a norte y sur del Ecuador, respectivamente, en cada uno de los océanos principales. La extensión limitada del Océano Índico y el régimen de monzones que en él impera, hacen que dicho Océano constituya

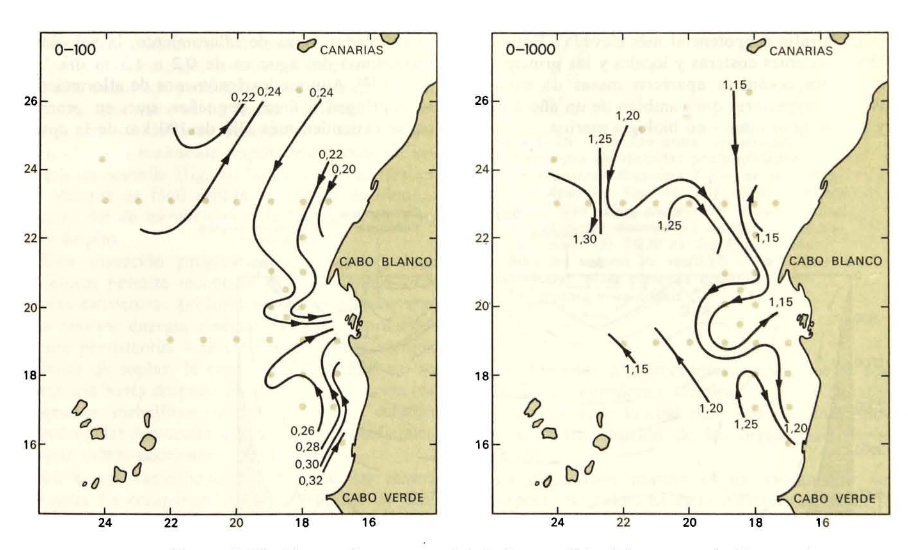


Figura 5-23 *Topografía geopotencial de la superficie del mar en relación con la superficie isobara de 100 decibares (aproximadamente 100 metros), y con la de 1000 decibares (aproximadamente 1000 m), en el NW de Africa, a fines de verano de 1971. Los puntos señalan las estaciones hidrográficas, las alturas relativas están en metros dinámicos y las flechas indican la dirección de la corriente en equilibrio con las distribuciones de masa. Estas corrientes deben entenderse en el ámbito del espesor de agua al que se refiere el mapa (0-100 m, 0-1000 m). La corriente puede ir en un sentido en las capas superficiales y en sentido opuesto si se considera su promedio en un espesor más grande.*

una excepción y tenga una circulación más variable y complicada. La existencia de un gran Océano Austral mucho menos interrumpido por continentes que los mares del hemisferio Norte, en combinación con la mayor regularidad en la circulación atmosférica del hemisferio Sur, determina una amplia zona casi continua de intensa mezcla y gran fertilidad, aproximadamente entre los 40 y los 50° de latitud sur, limitada por lo que se suelen considerar convergencias (la convergencia antártica y la subtropical) y que, en realidad, son medias convergencias.

En los circuitos principales, el flujo más intenso se observa en el borde occidental de los océanos, por lo menos en el hemisferio Norte, donde circulan, respectivamente, las corrientes del Kuroshio y del Golfo, ambas con un flujo por lo menos de 50 a 80 millones de metros cúbicos por segundo y velocidades en el eje de hasta 250 cm s^{-1} (=5 nudos). En dichas corrientes se observa la formación de meandros, especialmente bien estudiados en el caso de la corriente Atlántica. En el hemisferio Norte, las corrientes más costeras, en relación con los grandes circuitos, van característicamente hacia la derecha, miradas desde tierra, dado que están en equilibrio con la presencia de agua costera de salinidad más baja (y topografía geopotencial más elevada). Entre dichas corrientes costeras y locales y las principales corrientes oceánicas aparecen masas de agua o vórtices irregulares que cambian de un año a otro y son de gran interés en biología marina.

Los circuitos principales se debilitan hacia el margen oriental de los océanos, de modo que son fuertemente asimétricos. La asimetría se debería a un aumento del momento de giro, en una masa de agua que girando en el sentido de las agujas del reloj, se mueve hacia el Norte, y a una debilitación de dicha rotación cuando se mueve hacia el Sur en el borde oriental del océano, todo ello combinado con el efecto de frenado de las masas continentales próximas. Pero no está completamente claro por qué el refuerzo de la corriente en Occidente y su debilitación hacia el Este van acompañados de una ascensión de aguas profundas cerca del borde occidental de los continentes en las latitudes subtropicales, entre unos 20 y unos 30° de latitud. Son las áreas de *afloramiento* de California, Perú, Sahara y Sudáfrica. Tienen mucho interés en biología marina: si la asimilación se hace en superficie y los elementos nutritivos retornan al medio en profundidad, como ocurre en la mayor parte de las áreas marinas, las aguas tienden a empobrecerse y se pueden calificar de «descendentes». Los lugares privilegiados donde el agua profunda enriquecida retorna a la zona fótica son de gran actividad biológica, con una producción primaria del orden de 10 veces superior a la de la media oceánica. En las mencionadas áreas de afloramiento, la velocidad ascensional del agua es de 0,2 a 1,3 m $día^{-1}$ [29, 123, 125, 126]. Aunque los fenómenos de afloramiento se restringen a áreas pequeñas, que, en general, no se extienden más allá de 100 km de la costa,

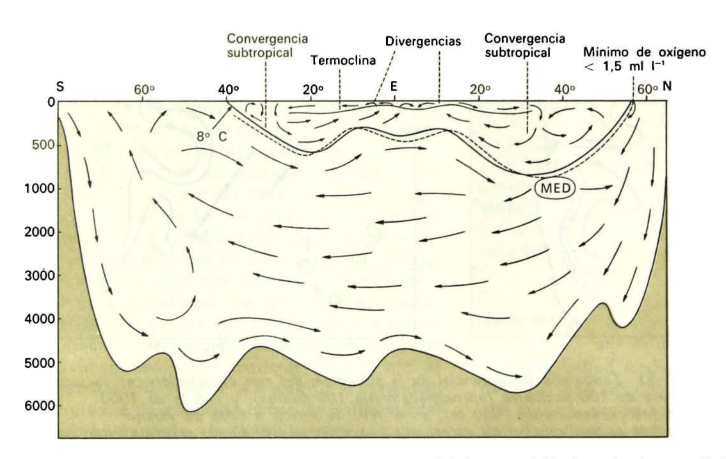


Figura 5-24 *Sección meridiana del Océano Atlántico, donde se señalan los grandes rasgos de la circulación, la isoterma de 8 °C, el mínimo de oxígeno, la termoclina principal y la presencia de agua mediterránea (MED). Profundidades en metros, a la izquierda.*

la cantidad de fosfato y otros nutrientes que ponen a disposición del fitoplancton es muy grande. Puede alcanzar entre 2 y 8 toneladas de fósforo por km² y mes. Todo esto redunda en una gran producción pesquera. Por otra parte la intensidad del afloramiento muestra grandes fluctuaciones según la estación y de unos años a otros y, además, es un fenómeno con una considerable heterogeneidad local: en pocas horas o en el espacio de varios km se observan diferencias importantes.

El afloramiento deja sentir su influencia sobre los ecosistemas terrestres adyacentes. Puesto que el agua que aflora es relativamente fría, la circulación atmosférica es descendente, no se forman nubes, aunque sí nieblas muy bajas sobre el mar y, por la falta de lluvia, las costas son áridas. Las aves marinas, especialmente pelecaniformes (página 167) constituyen grandes poblaciones, que explotan la producción marina. Dichas aves dejan sus excrementos en tierra, lo cual puede considerarse con cierto valor selectivo, pues evita enturbiar el agua y no entorpece la busca de sus presas. La sequedad del clima favorece la conservación de dicho material (guano), donde queda retenida una gran cantidad de nutrientes importantes. Hutchinson [49] calcula que cada año, en todo el mundo, por este procedimiento, se depositan o depositaban 10 000 toneladas de fósforo.

Otros afloramientos son más locales o de temporada, como los producidos por el impulso del viento a que antes se ha hecho mención. Sin embargo algunos de éstos ocurren con mucha regularidad y son realmente importantes, como en las costas de Somalia (fig. 4-12). En las áreas fértiles no siempre es fácil separar el efecto de vientos locales del de movimientos de las aguas de tipo más amplio.

Una disección progresiva de las estructuras oceánicas permite reconocer toda una gama, desde las estructuras profundamente enraizadas con una enorme energía cinética asociada y prácticamente persistentes —se estima que si los vientos dejaran de soplar, la circulación principal no se detendría hasta después de varios años— hasta los pequeños torbellinos transitorios, cuyo estudio geopotencial demuestra que son muy superficiales y, por tanto, contienen poca energía.

La mayor estabilidad e inercia de las masas de agua en comparación con las masas de aire y la baja compresibilidad de aquel fluido determinan que no existan frentes marinos perfectamente comparables con los frentes atmosféricos. Lo que se llaman a veces «frentes marinos» [21, 59, 80] representan zonas de contacto entre masas de agua relativamente diferentes, pero con mucha menor intensidad de cambio y con las zonas de fricción más estrechas (ordinariamente sólo unos centenares de metros) que en los frente atmosféricos. En ellos son frecuentes convergencias superficiales, inversiones térmicas y zonas de alta turbulencia, todo lo cual tiene normalmente interés en la distribución de los organismos (figura 4-16).

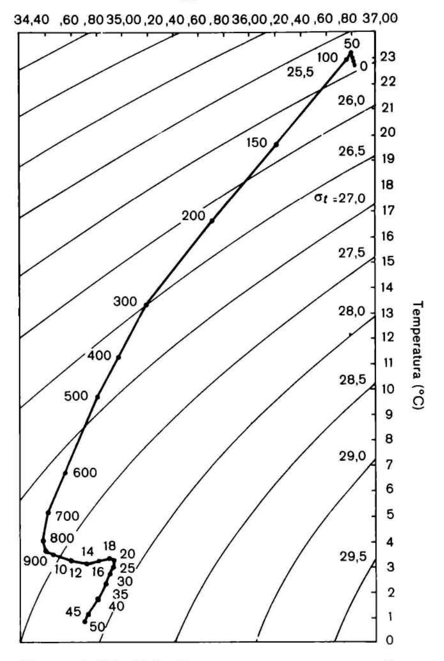
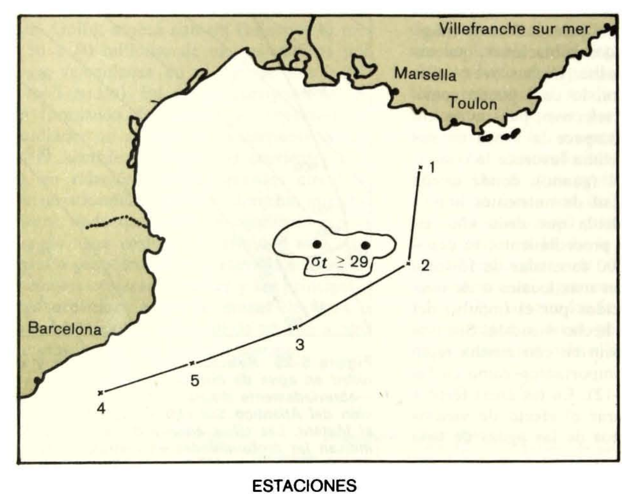


Figura 5-25 *Relación entre temperatura y salinidad en agua de distintas profundidades —abreviadamente diagrama T-S— en una estación del Atlántico Sur (Mt 171), estudiada por el* Meteor. *Las cifras encima del trazo principal indican las profundidades en metros, en hectómetros a partir de 1000 m; las líneas finas expresan los valores de σ_t (23,5 a 29,5) que corresponden a las distintas combinaciones de temperatura y salinidad.*

La circulación marina es un mecanismo de transporte de calor. El agua enfriada en superficie en los polos, habiendo cedido su calor en las latitudes altas, se hunde en aquellas regiones, siendo reemplazada por agua procedente de latitudes medias, que en parte accede con las corrientes marginales de los océanos. El agua polar, después de hundirse hasta profundidades medias se aproxima al Ecuador, donde asciende de nuevo. Es posible conocer la edad de esta agua y de la más profunda (pág. 54) y, en una sección me-

ridiana de los océanos (fig. 5-24) se observa que la producción de agua fría es más importante en el Sur que en el Norte, pues el agua meridional cruza el Ecuador y se la reconoce hasta entre 10 y 15° de latitud norte en el Atlántico. Las características de salinidad, temperatura y oxígeno permiten reconocer el origen y seguir la historia de agua formada en ciertas situaciones, de forma que aquellas características se usan para describir e identificar masas de agua, concepto que resulta muy útil en oceanografía descriptiva (fig. 5-25), tanto en relación con la geografía como para dar cuenta de la sucesión de estructuras hidrográficas en un mismo lugar y en el curso del año [65].

Distintas masas de agua se encuentran con frecuencia superpuestas: el agua originada en latitudes extremas se sitúa por debajo de agua de otras características, lo cual explica que el mínimo de oxígeno en el mar aparezca a profundidades intermedias (pág. 39). Muy frecuentemente, el límite entre masas de agua distintas consiste en una termoclina o en una picnoclina persistente y profunda; a nivel de una picnoclina se facilita el deslizamiento de masas de agua con un mínimo



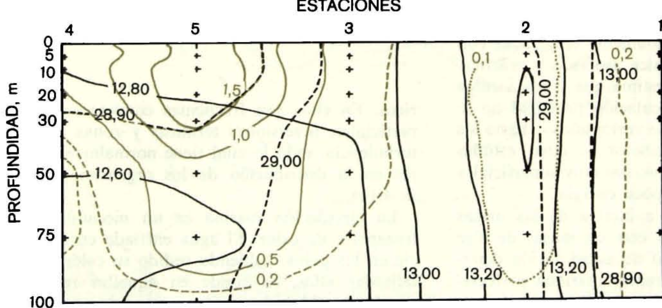


Figura 5-26 *Situación de mezcla vertical, en el Golfo de León, en marzo de 1970. A, esquema de la posición de la sección hidrográfica del gráfico inferior, con indicación del área donde la densidad del agua de la superficie excedía de 1,029 ($\sigma_t \geqslant 29$). B, distribución de la temperatura (12,60 a 13,20), de la densidad (σ_t de 28,9 y 29,0) y de la clorofila (0,1, 0,2, 0,5, 1,0, 1,5 mg m^{-3}) a lo largo de la sección 4-5-3-2-1. (Según P. Nival y cols.,* Ann. Inst. Océanogr., *48:141-156, 1972 y A. D. Vorhis y D. C. Webb,* Cahiers Océanogr., *1970, 571.)*

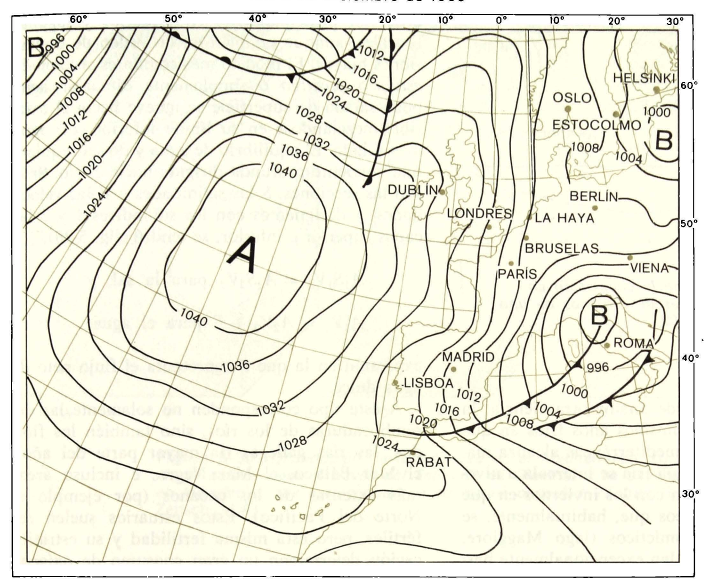


Figura 5-27 *Mapa del tiempo en Europa occidental el 5 de diciembre de 1969. Situaciones de este tipo, con vientos fuertes de componente norte en el sur de Francia (mistral o mestral), son favorables a situaciones hidrográficas como las de la fig. 5-26.*

de turbulencia y de mezcla. Pero la estructura con discontinuidades laminares no se encuentra solamente en esta picnoclina principal. Aparte de la posible existencia de picnoclinas secundarias asociadas, es muy común observar en los océanos una estructura laminar del agua. Es decir, los distintos parámetros característicos del agua, como temperatura y salinidad, no varían gradualmente, sino con cierta discontinuidad. Esto se atribuye a que en los lugares donde se forma agua fría y densa, lo que ocurre generalmente en invierno, no siempre el agua resulta de las mismas características, de forma que, después de homogeneizarse por la mezcla superficial, cuando se hunde, lo hace en masa e intercalándose en el nivel que por su densidad le corresponde [19]. Esto se repite en temporadas sucesivas y la nueva agua formada puede ir a parar encima, debajo o en un nivel muy apartado de la anterior. Esta estructura marina, en «hojaldre», tiene indudablemente importancia en la traslación y en el confinamiento de distintas poblaciones planctónicas. Según Cooper [18], cierta disminución de la fertilidad de mares atlánticos europeos, dentro de los últimos decenios, se puede atribuir a que en los últimos años no se ha formado agua densa en el Ártico en cantidad suficiente para colocarse debajo y hacer remontar a niveles apropiados agua nutritiva.

El Mediterráneo, por muchos aspectos, se asemeja a un océano mundial en miniatura, y en él tiene mucha importancia la formación de agua fría, cosa que acontece en invierno en las costas de la Riviera y al norte del mar Balear [63]. Los años muy fríos son también más fértiles en las costas españolas, en parte porque el deslizamiento profundo de agua fría hace remontar unas aguas relativamente nutritivas hasta un nivel donde quedan al alcance de los vientos productores del afloramiento costero. El enfriamiento superficial, puede asociarse a la persistencia de situaciones ciclónicas (figs. 5-26 y 5-27) y la mezcla del agua bajo la acción del viento se propaga en áreas limitadas, hasta profundidades que exceden de los mil metros, con la consiguiente fertilización. Una mezcla o «arado» tan profundo es excepcional en los océanos. Constituye un ejemplo de lo inextricablemente unidas que están la meteorología y la ocea-

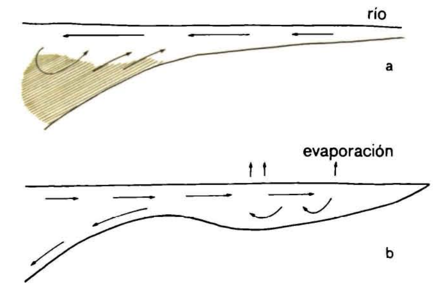


Figura 5-28 *Esquema de la circulación en sendas secciones verticales de estuarios de tipo positivo (A) y negativo (B)*

nografía. Y aún se puede añadir otra ciencia, la limnología, porque los mismos años fríos en que la mezcla de las aguas mediterráneas alcanza mayor profundidad o el agua fría se intercala a niveles muy bajos, coinciden con los inviernos en que lagos circunmediterráneos que, habitualmente, se comportan como meromícticos (lago Maggiore, lago de Ocrida) se mezclan excepcionalmente hasta sus mayores profundidades (1951, 1957, 1963, 1970?).

Circulación estuarina

La aportación de agua dulce por los ríos o el aumento de la salinidad por evaporación determinan cambios de salinidad en las aguas superficiales. Conducen a tipos de circulación que se observan principalmente en estuarios y lagunas litorales, aunque también en un orden de dimensiones mayor. El modelo más común es el llamado *estuario positivo* o simplemente estuario: agua poco salada de superficie se mueve hacia el exterior, mezclándose en su límite inferior con agua más salada. El equilibrio de agua y de sal requiere una corriente profunda dirigida hacia el río. Si A son las secciones, S las salinidades y V las velocidades, y designamos con los subíndices 1 y 2 las capas superior e inferior, se tendrá (fig. 5-28):

$$A_1S_1V_1 = A_2S_2V_2 \text{ para la sal, y}$$

$$A_1V_1 = A_2V_2 + F \text{ para el agua,}$$

expresión en la que F representa el flujo neto de agua dulce.

A este tipo corresponden no solamente las desembocaduras de los ríos, sino también los fiordos, las rías gallegas (la mayor parte del año), el Mar Báltico, el Mar Negro, e incluso áreas más extensas de los océanos (por ejemplo el Norte del Pacífico). Estos estuarios suelen ser fértiles, pero esta misma fertilidad y su estratificación determinan un gran consumo de oxígeno en las aguas profundas, especialmente si quedan cubetas o depresiones del fondo (fiordos, ría de Vigo), donde se depositan sedimentos anaerobios. Dicha condición anaerobia puede extenderse a capas de agua menos profundas (Mar Negro).

El modelo opuesto, designado a veces como *estuario negativo*, es típico de bahías cálidas, donde la evaporación es mucho más intensa que la aportación de lluvia. Es aplicable la misma

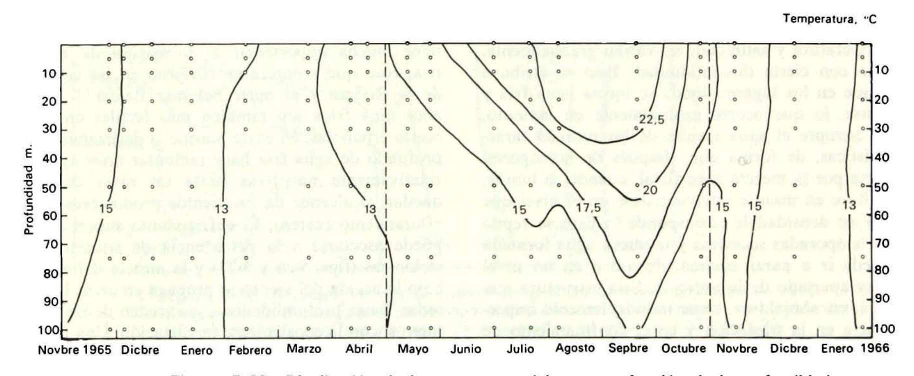


Figura 5-29 *Distribución de la temperatura del agua en función de la profundidad y de la época del año en el Mediterráneo, frente a Barcelona.*

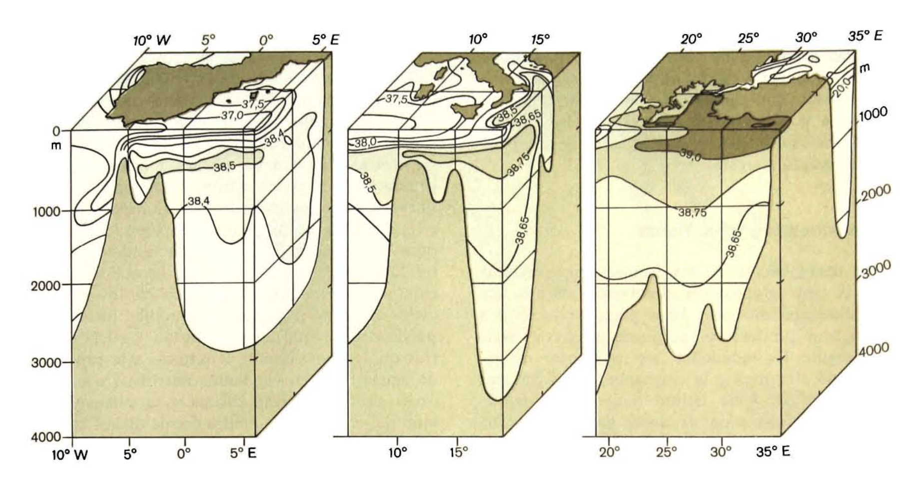


Figura 5-30 *Distribución de la salinidad en el Mediterráneo. Una cuña de agua relativamente salada vierte a través del Estrecho de Gibraltar y se extiende en el Atlántico en los niveles que corresponden a su misma densidad. (Según G. Wüst,* Deutsch. Hydr. Zeitsch., *14.)*

expresión anterior, pero *F* es negativo y correspende a la evaporación. Se forma una corriente superficial dirigida hacia el interior de la bahía y otra profunda en sentido opuesto (fig. 5-28). En estas condiciones se puede acumular plancton que viene con el agua superficial del exterior y luego se mantiene, nadando hacia arriba en el agua que se hunde. Pertenecen a este tipo muchas bahías tropicales, entre ellas las bahías Fosforescentes, como la famosa de Puerto Rico, donde muchos de los organismos concentrados son luminosos. A una escala mayor, el Mediterráneo (tabla 5-6) se puede considerar como un estuario negativo. Este mar se encuentra en un área donde la evaporación supera a la precipitación, de modo que es un mar descendente, lo cual contribuye a su poca fertilidad, si no es la principal razón de ella; por el estrecho de Gibraltar entra agua superficial atlántica y sale agua profunda, relativamente rica en fósforo; esta agua, muy densa, se extiende a la salida del estrecho entre las capas que corresponden a su densidad, formando interdigitaciones hasta gran distancia, hacia los 1000 metros de profundidad, influyendo sobre la distribución de diversos organismos, foraminíferos y otros (figs. 5-24 y 5-30).

Entre las corrientes debidas a diferencias de densidad están las de *turbiedad*. Un agua que lleva en suspensión materiales sólidos se comporta como un fluido de mayor densidad, que fluye sobre cauces del fondo y los erosiona. La suspensión de sedimentos se debe a microsismos o a avalanchas de causas diversas; pero una vez que el material se halla en suspensión, continúan las corrientes por cierto tiempo. Las corrientes de turbiedad despertaron atención cuando se las reconoció como la causa de roturas de cables telegráficos, muy repetidas en el área de los Grandes Bancos de Terranova; también se han observado en el Mediterráneo, en Ordansville (Argelia), en septiembre de 1954 y en dirección a Baleares [43]. Transportan sedimentos y crean con ello dificul-

Tabla 5-6
Balance del Mediterráneo. Valores aproximados, según Schink [97] y otros autores. El volumen del Mediterráneo es de 4,24 millones de km³ y el tiempo medio de residencia del agua de 170 a 180 años.

	Cambio en millones de m³ por segundo — Entradas	Salidas
Atlántico	0,73 a 1,7	0,69 a 1,6
Mar Negro	0,012	0,006
Ríos	0,014	
Lluvia	0,033	
Evaporación		0,092

tades en la interpretación del registro sedimentario; las corrientes de turbiedad se han reconocido en sedimentos muy antiguos. Estas corrientes transportan materiales que pueden servir de alimento a la fauna de las grandes profundidades, como restos de *Zostera*, de *Sargassum* y aún plantas de origen terrestre [43].

Paleooceanografía física

El conocimiento de los factores que condicionan el tipo actual de la circulación marina, con la diferenciación entre áreas poco productivas y áreas muy productivas, se puede proyectar hacia el pasado. Es indudable que una gran heterogeneidad climática y la extensión de los océanos en el sentido de la latitud tienen como consecuencia la formación de áreas de afloramiento, más ricas. Otros momentos de la historia de la Tierra, con una mayor uniformidad atmosférica y una forma distinta de los océanos —por ejemplo, con el Atlántico muy estrecho o prácticamente nulo (pág. 294)— corresponden a una producción menor; pero a una vida considerablemente diversificada. Actualmente se está en condiciones de empezar a interpretar las floras y faunas fósiles de las distintas épocas en función de principios generales uniformes y fácilmente extrapolables a cualquier situación del pasado [67, 68]. Modelos como el que ha servido de base a la figura 5-20 se pueden aplicar a cualquier configuración de los continentes y para cualquier hipotética modificación en el tipo de circulación atmosférica.

Lagos

Tan sólo en los grandes lagos, cuya mayor dimensión es de un centenar o más de kilómetros, aparecen indicios de una circulación de tipo geostrófico comparable a la marina, es decir, corrientes asociadas a los vientos y cuya velocidad genera una componente transversal capaz de equilibrarse con diferencias locales de densidad. Pero esto es excepcional y, en todo caso, tiene muy poca importancia. La diferencia fundamental entre los océanos y los lagos, en lo que a circulación se refiere, consiste en que en los lagos el ciclo químico ecológico se cumple localmente, puede decirse que en una misma vertical, mientras que en los océanos el retorno a la superficie de aguas ricas en elementos nutritivos ocurre en áreas situadas a gran distancia, a veces al otro lado del océano, de aquéllas donde dichos elementos fueron mineralizados. Las zonas de afloramiento nos han proporcionado un ejemplo de ello. Por esta razón en los océanos existen relaciones funcionales entre áreas de características fuertemente dispares y muy distantes entre sí.

La dinámica de un lago y, en particular, su circulación vertical están ligadas a la variación del perfil de densidades que, a su vez, depende de los cambios de temperatura (fig. 5-31) en relación con el balance térmico anual (pág. 126). Por esta razón el ciclo de los lagos se relaciona con el clima de manera muy estricta (fig. 5-32) [69]. Numerosos autores se han interesado por la clasificación de los lagos en función de sus características de estratificación y mezcla [28, 50, 51, 118, 128], que son las decisivas desde el punto de vista

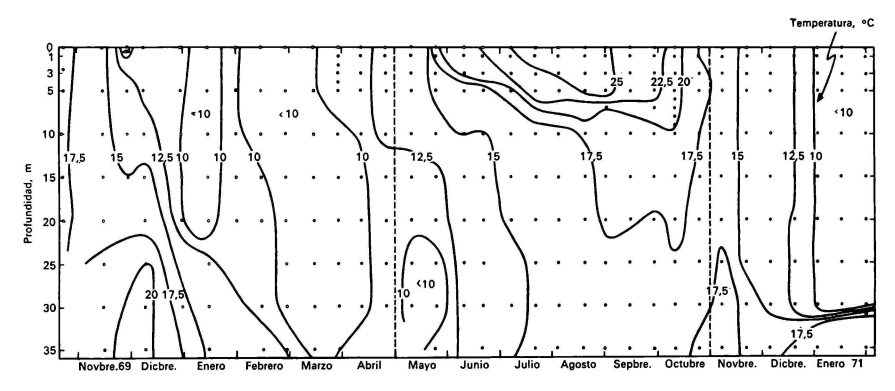


Figura 5-31 *Distribución de la temperatura del agua en función de la profundidad y de la época del año en el lago de Bañolas, NE de España. (Según D. Planas,* Oecol. Aquatica, *1:3-106.1973.)*

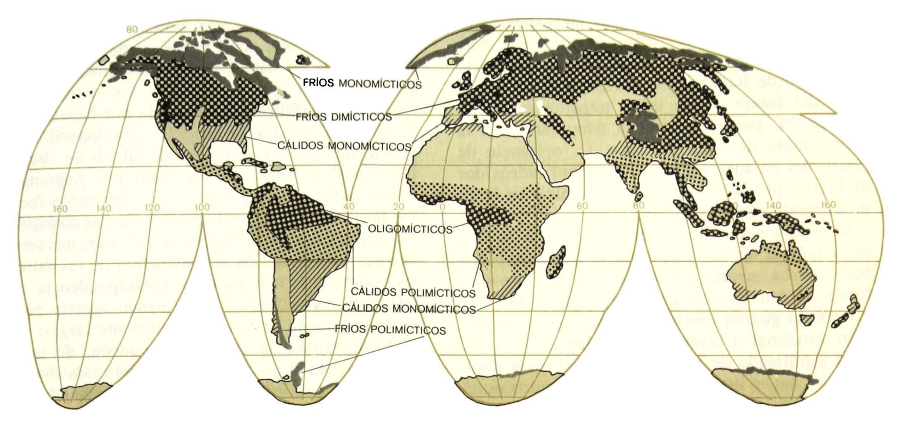


Figura 5-32 *Distribución geográfica de los distintos tipos de lagos. Se definen según que los períodos de mezcla vertical por año sean ausentes o irregulares (oligomícticos), o en número de uno (monomícticos), de dos (dimícticos), o muchos (polimícticos). (Según Löffler[69].)*

biológico. Los tipos fundamentales son los siguientes:

Lagos fríos monomícticos. La temperatura del agua profunda es cercana a 4°C y las capas superficiales se enfrían considerablemente en invierno, pero en verano no exceden de 4°C, de manera que el intercambio total de calor sensible o balance térmico (pág. 126) es muy pequeño. Las aguas sólo se mezclan cuando la temperatura de superficie se aproxima a 4°C en verano, lo que a veces no ocurre, de modo que en ciertos años no hay circulación vertical.

Lagos templados dimícticos. En verano la temperatura del agua superficial es superior a 4°C y en invierno es inferior a dicha temperatura, de manera que existen dos períodos en que las densidades se igualan en todo el espesor del lago y, por tanto, dos momentos (primavera y otoño) en que es posible la mezcla o circulación vertical del agua por el esfuerzo del viento.

Lagos templados y subtropicales monomícticos. En invierno no se hielan ni la temperatura de superficie baja de 4°C. Existe, pues, un solo período invernal en que la mezcla vertical es posible (fig. 5-31).

Lagos tropicales. La temperatura superficial raramente baja de 20°C y varía poco durante el año, existiendo casi siempre un gradiente térmico moderado y extendido hasta el fondo. La mezcla vertical es irregular y ocasional y raramente llega al fondo. Se pueden denominar también *oligomícticos.*

Desde el punto de vista biológico conviene distinguir otro tipo constituido por lagos que son monomícticos templados o subtropicales por sus características; pero geográficamente están situados en la zona tropical, a gran altura, en la montaña.

Finalmente, la circulación vertical puede no llegar hasta el fondo, dejando unas capas profundas que no se mezclan. Estos lagos se llaman en general *meromícticos* y la capa que permanece sin mezclarse constituye el *monimolimnion.* En realidad, estos lagos son heterogéneos. El monimolimnion puede consistir en agua más densa, por ser más salada, como ocurre en fiordos (página 192) con agua residual marina y entonces permanece siglos sin mezclarse con el resto. Pero otras veces, en lagos de la zona templada, se trata de un volumen de agua que se formó en un invierno suficientemente frío y permanece sin mezclarse durante los inviernos suaves, hasta que vuelve un año frío. Esta meromixis accidental refleja las fluctuaciones climáticas interanuales. La mayor parte de los lagos templados y subtropicales son meromícticos en este sentido, en mayor o menor grado.

Un tipo especial de meromixis propio de lagos cársticos, consiste en la entrada de agua en profundidad, que agita y pone en suspensión material sedimentario, de modo que las capas profundas, con material en suspensión, se comportan

como un fluido más denso que las capas superiores, como en una corriente de turbiedad, aunque se hallen a temperatura superior. Así ocurre en el lago de Bañolas (NE de España), donde el agua del fondo puede estar transitoriamente a más de 8°C por encima de la temperatura de la mayor masa de agua del lago. La presencia de materiales en suspensión, por ejemplo hidróxidos de hierro, puede ser causa de meromixis en lagos de alimentación superficial.

El régimen de algunos mares cerrados se asemeja más al de los lagos que al de los grandes océanos. La mezcla vertical del agua hasta profundidad considerable en algunas partes del Mediterráneo guarda mucho parecido con la circulación autumnal o invernal de un lago.

El significado de la mezcla vertical en el retorno a las aguas iluminadas de los elementos nutritivos y en la distribución del oxígeno ha sido debatido en las páginas 39 y 65 del capítulo 2. La vida en el fondo de los lagos se relaciona igualmente con el tipo de circulación, aunque esta dependencia puede quedar algo confusa por la influencia de las condiciones de eutrofia u oligotrofia (pág. 759).

Mareas, olas y estructuras hidrográficas transitorias

Mareas

La envoltura fluida de la Tierra, constituida por los mares (y la atmósfera), está sometida a deformaciones por la atracción de la Luna y del Sol y rodea a una masa rígida no deformable. La atracción de los astros genera y mantiene olas de gran longitud que constituyen las mareas. La teoría del equilibrio, desarrollada por Newton, es insuficiente, porque la atracción gravitatoria sólo podría dar mareas de menos de 50 cm de altura. La teoría dinámica, desarrollada por Lagrange, es más satisfactoria y toma en consideración fuerzas horizontales. En realidad, las mareas consisten en oscilaciones de la superficie del mar, mantenidas por los efectos de la gravitación de los astros indicados, pero sin rigurosa correspondencia de fase. Los mares pequeños no tienen espacio para el desarrollo de ondas suficientemente largas: en el Mediterráneo la marea es pequeña, de unos 15 cm o menos de altura y con una onda diaria. El análisis armónico permite descomponer la variación continua de la altura del nivel del mar en la suma de ciclos diversos, que admiten una interpretación astronómica. Cada uno de los componentes va afectado de un coeficiente (tabla 5-7), que nos puede dar idea de su importancia.

En la práctica, la predicción de mareas se basa en la interpolación y extrapolación de datos locales, con características amplitudes y fases para los distintos componentes.

Hay muchos tipos de marea. El más general consiste en dos ondas diarias de marea, una de ellas generalmente de mayor amplitud que la otra (dos pleamares y dos bajamares) y de tal modo que van avanzando unos 52 minutos cada día (período M_2 = 12,42 h). Las mareas mayores si-

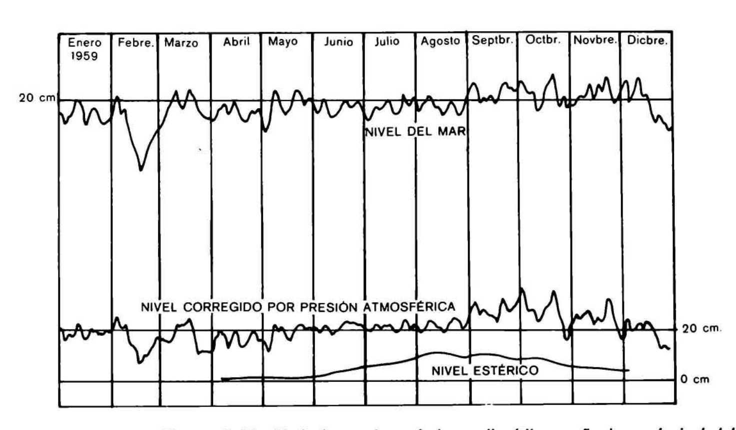


Figura 5-33 *Variaciones de periodo medio (días a años) en el nivel del mar en Castellón, Mediterráneo Occidental. La distancia entre las dos líneas paralelas de la parte inferior representa 20 cm. En la parte superior figura el nivel observado, debajo el nivel corregido por los cambios de presión atmosférica, y el nivel que se deduce de los cambios de densidad del agua (nivel estérico).*

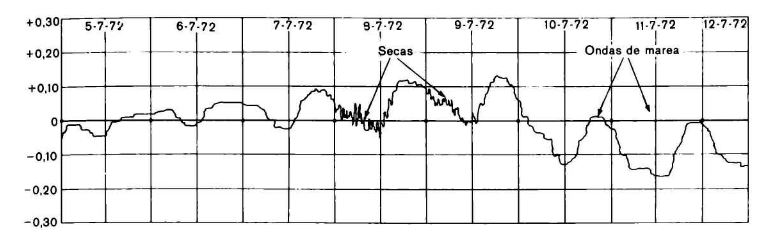


Figura 5-34 *Variaciones de corto periodo (minutos a días) en el nivel del mar en Castellón, Mediterráneo Occidental, con mareas (una sola onda diaria, pequeña) y secas. Escala, en metros, a la izquierda.*

guen a la luna llena y a la luna nueva, son aproximadamente quincenales, y en ellas se suman los efectos del Sol y de la Luna. Las mareas máximas se dan en los equinoccios. La amplitud de oscilación de la marea es muy variable, desde unos 15 cm en el Mediterráneo hasta uno a tres metros en el Atlántico. Se observan amplitudes mucho mayores en parajes favorables, especialmente en las bahías que penetran profundamente en tierra, como en la de Fundy, en Canadá, donde las mareas de equinoccio tienen una amplitud de hasta 15,4 metros, y son las mayores conocidas. En grandes extensiones de la zona cálida prácticamente no se reconoce más que una onda diaria, de amplitud inferior al metro y, generalmente, inferior al medio metro.

El registro que proporcionan los mareógrafos (fig. 5-33) es muy complicado, pues las verdaderas ondas de marea se asocian a cambios producidos por los vientos, cambios de presión atmosférica, microsismos, etc. En los ritmos internos de los organismos que viven en la zona costera sometida a los efectos de las mareas sólo se asimilan los componentes periódicos principales (pág. 716). Dichos ritmos han de mostrar grandes diferencias geográficas, aunque poco se sabe a este respecto. Las mareas cubren y descubren una zona litoral, con lo que afectan a sus habitantes. El tiempo que los organismos permanecen sumergidos es quizá el parámetro más importante, pues condiciona su alimentación y su actividad en general.

El cambio de nivel del agua corresponde a un transporte horizontal de masas importantes del líquido, de manera que el fenómeno de las mareas no puede ser comprendido sin tomar en consideración también un factor geostrófico o sea, su combinación con un sistema de transporte en el que interviene la componente de Coriolis. Como resultado, las líneas cotidales, es decir, las líneas que unen los puntos que alcanzan la pleamar simultáneamente, no siguen los meridianos, sino que irradian alrededor de un punto (anfidrómico) donde la marea es nula. En realidad, cada masa de agua responde al efecto de la atracción de la Luna y del Sol, de modo que su superficie inclinada gira alrededor del punto anfidrómico en sentido contrario al de las agujas del reloj. Semejantes sistemas parciales se han descrito en el Mar

Tabla 5-7
Componentes periódicos de la marea. Selección de los más importantes entre los muchos posibles.

Símbolo	Nombre	Período, horas y centésimas de hora	Coeficiente
M_2	Principal lunar semidiario	12,42	0,908
S_2	Principal solar semidario	12,00	0,423
O_1	Principal lunar diario	25,82	0,377
M_f	Lunar quincenal	327,86	0,156
N_2	Lunar elíptico mayor	12,66	0,174
M_m	Lunar mensual	661,30	0,082
K_1	Luni-solar diario	23,93	−0,362; −0,168 luna sol

del Norte, Adriático, Mar Negro, Mar de China, Mar del Japón y, desde luego, en las áreas oceánicas más importantes que funcionan como otros tantos sistemas independientes (fig. 5-35) [42, 82]. La interferencia de la forma de movimiento mencionada con las irregularidades de la costa y posibles cambios de posición de los puntos anfidrómicos hacen muy complicado el estudio detallado del fenómeno.

Se ha debatido la existencia de mareas en los lagos, pero la cuestión no está resuelta, aunque en los grandes lagos americanos y en el Baikal se observan pequeños cambios de nivel que se pueden interpretar en el sentido indicado. La dificultad consiste en que las ondas de marea son pequeñas, de 5 a 20 mm, y difíciles de separar de perturbaciones de otro tipo. Su importancia biológica es nula.

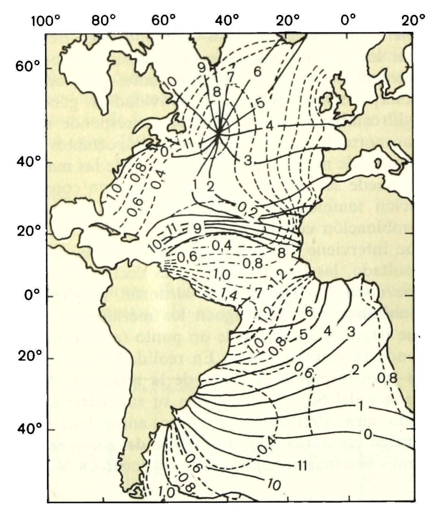


Figura 5-35 *Líneas cotidales (continuas) de la onda principal lunar de marea, para el Atlántico. Las líneas de trazos indican las alturas. (Según W. Hansen en Naumann y Pierson [82].)*

Muchos otros factores, aparte de las mareas, influyen sobre el nivel del mar: el paso de depresiones atmosféricas, cambios estéricos, es decir, debidos a diferencia en la densidad del agua —en verano el nivel asciende en el hemisferio Norte (fig. 5-33)—, ondas de maremotos, o tsunamis, de gran longitud y efectos muy destructores, etc.

Secas

La superficie del mar o de un lago puede oscilar con período propio bajo la acción de una causa que suele consistir en una disminución brusca y local de la presión atmosférica. Este fenómeno es especialmente frecuente en lagos de forma estrecha y alargada; pero también ocurre en el mar: en las costas levantinas de España, con motivo de bruscas depresiones, se observan fluctuaciones, o secas, de 45 minutos de período (fig. 5-34). En los lagos la superficie oscila alrededor de un solo nodo o de varios nodos. El caso más simple consiste en una respuesta directa del agua al viento, con apilamiento de la misma en un extremo del lago. El período de las secas suele variar entre los 5 y los 60 minutos, en relación con las características del lago, y se encuentra un ajuste bastante satisfactorio entre la teoría y la observación [50]. Las secas, tanto en superficie como a nivel de la termoclina, muestran la influencia geostrófica, de forma que la superficie inclinada del lago tiende a girar en sentido contrario al de las agujas del reloj (en el hemisferio Norte), tal como giran las líneas cotidales alrededor del punto anfidrómico.

Las secas van asociadas al movimiento horizontal de importantes cantidades de agua. Cuando existen picnoclinas (termoclinas), se tiende a un equilibrio hidrostático en profundidad, de modo que dichas picnoclinas se inclinan en sentido inverso al de la superficie (figs. 5-36 y 5-37). En otras palabras, a las secas superficiales se asocian secas o grandes ondas internas a nivel de la picnoclina. La termoclina en su inclinación puede llegar al extremo de cortar la superficie del lago, lo cual acontece bajo la acción de vientos fuertes y se ha mencionado repetidas veces en lagos suizos, donde las consecuencias ecológicas son múltiples: de esta forma pueden llegar a alcanzar la superficie densas poblaciones de oscilatoriáceas que estaban concentradas a nivel de la termoclina, se produce una redistribución del zooplancton y la llegada de agua nutritiva del fondo del lago a las orillas acelera el desarrollo de *Cladophora* y otras algas [108, 109].

Olas superficiales e internas

Al tratar del vuelo y de la natación se ha mencionado la formación de irregularidades y de torbellinos cuando el movimiento relativo de las dos fases en contacto (allí sólido y fluido) alcanzaba cierta velocidad. Algo parecido ocurre en la superficie del agua. Si el aire se desplaza sobre el agua a velocidad muy baja, el flujo es laminar y se conserva la horizontalidad. Si la velocidad aumen-

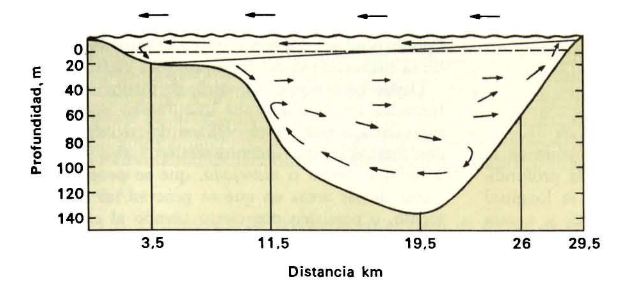


Figura 5-36 *Variación en la posición de la termoclina, bajo el efecto del viento, en el lago de Zürich, en noviembre de 1947. La posición inicial se señala en trazos, la posición extrema por la línea continua. (Según Thomas [108].)*

ta aparecen irregularidades y, con ellas, las olas. Las velocidades del viento de 45 y 90 cm s^{-1} definen dos puntos críticos en la formación de olas.

La formación de torbellinos en la interfase acelera el intercambio de energía entre el aire y el agua, de forma que los coeficientes de viscosidad turbulenta, de conductividad turbulenta, etc., ascienden rápidamente hasta valores centenares o millares de veces mayores que los coeficientes físicos para el caso de flujo laminar.

La superficie del mar muestra constantemente un relieve complicado. Cuando la velocidad del viento aumenta a más de 1 m s^{-1} las olas toman el carácter de movimiento ondulatorio periódico. Su análisis es difícil y debe abordarse desde un punto de vista estadístico, que acepta la combinación de un número infinito de movimientos ondulatorios [70] de distinta dirección, fase y amplitud, generados y mantenidos por la acción del viento. En la realidad existe un refuerzo o arrastre de unos movimientos ondulatorios por otros, de manera que, en cualquier situación, cierto tipo de olas es más importante o dominante. La teoría clásica elemental se basa en una simplificación excesiva, considerando que las moléculas del agua describen movimientos orbiculares semejantes y que el ascenso y el descenso de la superficie del mar se deben a convergencias y divergencias en el movimiento de las moléculas. En una ola sencilla de este tipo, se distinguen las siguientes características: L, longitud, H, altura, C, velocidad con que se mueve la cresta y T, período, que se relacionan según las expresiones:

$$L = gT^2/2\pi \quad , \quad C = L/T \quad , \quad T = 2\pi C/g$$

El movimiento orbital teórico se modifica forzosamente por la proximidad de un sustrato sóli-

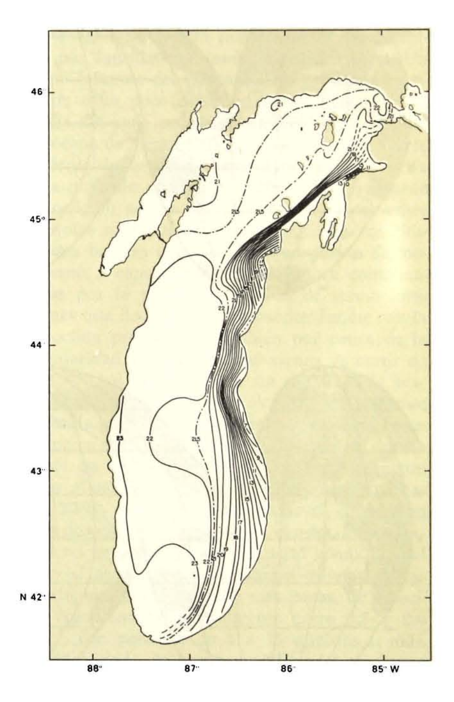


Figura 5-37 *Distribución de la temperatura superficial en el lago Michigan, el 9 de agosto de 1955. El agua fría, profunda, aparece elevada en el Este, bajo la acción del viento. (Según Ayers y cols., en C. H. Mortimer,* Publ. 10 Great Lakes Res. Div., *Univ. Michigan, 1963.)*

do. Si la distancia al fondo, h, es como la mitad de una longitud de onda o más, se puede considerar aproximadamente que

$$C = \sqrt{gL/2\pi}$$

Si la profundidad es pequeña, $C = \sqrt{gh}$

Como consecuencia, en los parajes someros la velocidad de la ola sólo depende de la profundidad del agua y es independiente de la longitud de la ola; estas olas se llaman *largas* y a esta categoría pertenecen las olas de la marea. En el otro caso, se tienen las olas *cortas* o superficiales, en las que la velocidad es independiente de la profundidad del mar. La transición de uno a otro tipo de olas se hace con relativa brusquedad cuando la profundidad del fondo alcanza cierto valor.

Desde otro punto de vista, se distinguen olas forzadas (mantenidas por una fuerza periódica, representada por los torbellinos de fricción entre dos fluidos en movimiento relativo: aire y agua) y las olas libres o *marejada*, que se propagan a partir de las áreas en que se generan las olas de viento, o persisten por cierto tiempo al calmarse éste. La intensidad y tiempo de actuación del viento y la extensión sobre la que se ejerce su

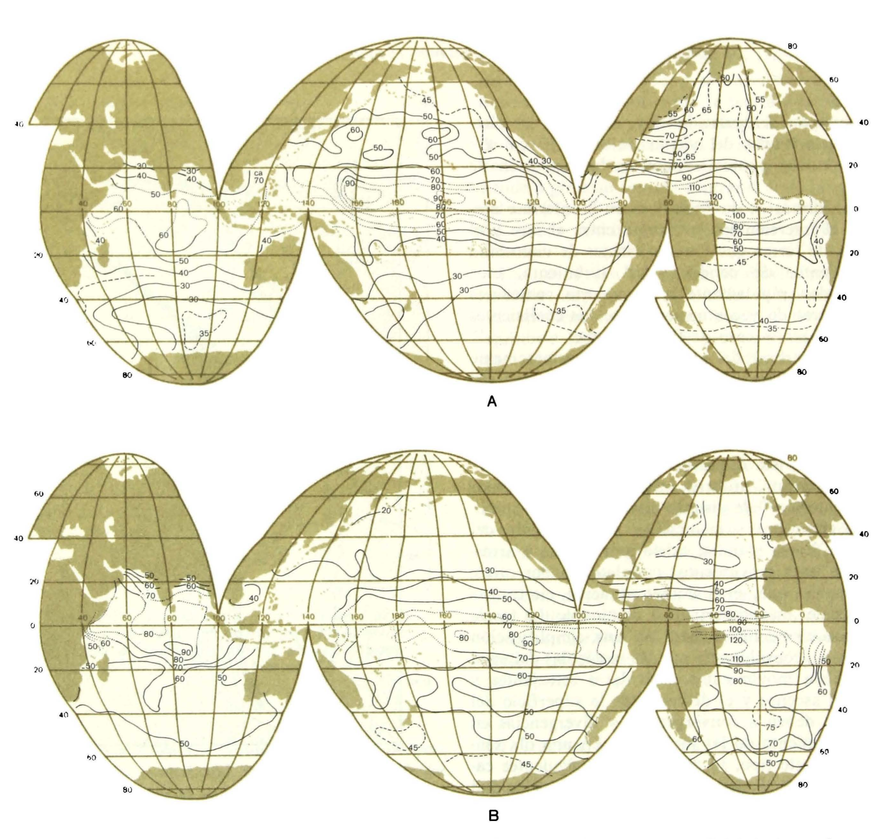


Figura 5-38 *Espesor teórico, en metros, de la capa de mezcla superficial de los océanos, calculado en función de las frecuencias de vientos de distintas velocidades, según observaciones realizadas en buques y promediadas por áreas y por períodos de 3 meses. En las latitudes bajas, la teoría no es estrictamente aplicable y los contornos se han trazado a puntos. A, enero a marzo; B, julio a septiembre. (Según J. R. Lumby,* Fishery Invest., *s. 2, 20[2]:1-12, 1955.)*

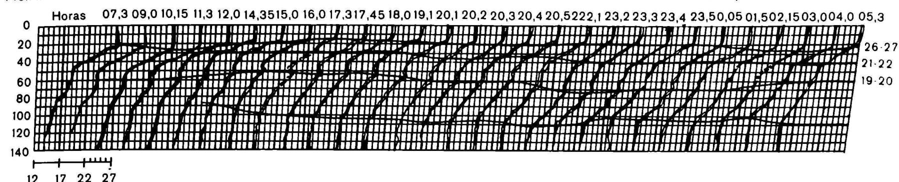


Figura 5-39 *Variación en el curso de un día de la distribución vertical de la temperatura en un punto el Atlántico, a 19°N 17°W. Perfiles obtenidos con batitermógrafo, trazados a la escala de la parte inferior izquierda, y cada uno de ellos corrido la distancia de 5° con respecto al anterior. Se perciben fluctuaciones en forma de ondas, señalándose de manera aproximada las fluctuaciones que corresponden a los intervalos de 26-27°, 21-22°, 19-20 °C.*

esfuerzo se emplean en la predicción —con éxito— del estado del mar.

La dimensión de las olas es variable. Su velocidad en alta mar es de unos 10 a 15 metros por segundo, excepcionalmente superior. La longitud de las mayores es de varios centenares de metros, pero generalmente son más cortas. El período suele estar comprendido entre 5 y 9 segundos, y las mayores alturas observadas en los mares del Sur, alcanzan 15 metros. El movimiento del agua decrece rápidamente hacia abajo; a los 30 metros de profundidad prácticamente no se nota el oleaje. Las olas de superficie de una velocidad de 10 a 12 $m\ s^{-1}$ se convierten en olas largas al aproximarse a la costa y al pasar por la isobata de unos 100 metros. Estas olas determinan sobre el fondo movimientos casi en un plano horizontal, muy importantes como causa de ciertas formas de relieve («ripple marks» que, de todas maneras no son exclusivos de las olas, sino de cualquier movimiento turbulento), y también por ejercer tensiones sobre los organismos. Cuando las olas se aproximan oblicuamente a una costa, se retardan en la parte donde hay menos profundidad, de forma que cambian su dirección y tienden a hacerse normales a la costa. Las olas rompen cuando la velocidad en su parte alta es mayor que la velocidad en la base.

Las olas aceleran el intercambio entre la atmósfera y el mar, no sólo de movimiento y de calor, sino también de gases y sólidos. Las olas forman burbujitas de aire que, al ser llevadas hacia abajo por el propio movimiento, se disuelven en virtud de la elevada presión hidrostática. Al mismo tiempo, las olas pulverizan agua de mar y, por evaporación de ésta, quedan en suspensión en la atmósfera cristalitos minerales y gérmenes de organismos.

El esfuerzo del viento consigue la mezcla prácticamente homogénea de un estrato más o menos grueso de agua. El espesor de éste depende de la fuerza del viento; pero también de la estratificación por densidades o estabilidad que existía. Un mismo esfuerzo del viento mezcla un espesor mayor de agua poco estabilizada. De ordinario, la mezcla del agua prosigue empujando por delante de la capa de mezcla, hasta cierto límite, un fuerte gradiente de densidad (picnoclina) (pág. 125). Ya se ha indicado que las picnoclinas (generalmente termoclinas) suelen ser límites preferentes entre corrientes superpuestas: las termoclinas constituyen una barrera que cierra la transmisión de movimiento a capas inferiores. Aparecen complicaciones por la posible formación de termoclinas diurnas que descienden y se pueden fundir con la termoclina principal, y también por causa de la irregularidad en la acción del viento. A partir de la intensidad del viento, se ha calculado la profundidad hasta la que debe alcanzar teóricamente la mezcla, para los cuatro trimestres y para todos los mares (fig. 5-38). Estos mapas tienen mucho interés en relación con la biología del plancton

Las picnoclinas son asiento de ondas internas (fig. 5-39); como que estas ondas se encuentran entre dos capas de agua cuyas densidades respectivas no se apartan entre sí tanto como las del aire y el agua, las ondas internas difieren de las superficiales por ser mucho más lentas, de velocidad comprendida generalmente entre 0,3 y 0,6 $m\ s^{-1}$, con períodos de 5 a 15 minutos o más. Las de período de hasta unos 10 minutos tienen hasta unos 6 m de altura; pero las de período más largo, de una a dos horas, pueden tener hasta más de 30 metros de altura [24, 53, 114]. En el Mediterráneo se propagan ondas de estas características, probablemente asociadas o derivadas de las ondas internas de marea en el estrecho de Gibraltar [30'].

Las ondas internas rompen lo mismo que las olas superficiales, desprendiendo grandes remoli-

nos de persistencia considerable, que vagan entre las capas superiores del mar y son asiento de poblaciones densas de fitoplancton, pues aquellos están constituidos por masas de agua relativamente nutritiva (agua de profundidad, procedente de debajo de la termoclina). Indudablemente, la mayor fertilidad del agua que se observa alrededor de islas e islotes se debe más al romper de las ondas internas que intensifica la mezcla vertical que a cualquier efecto de fertilización por lavado de tierras emergidas. Toda esta agitación es causa de pequeñas fluctuaciones térmicas en cualquier punto de los océanos, que se extienden hasta profundidades de 100 o más metros.

Células de circulación convectiva

Para velocidades bajas del viento, la tensión superficial del agua tiene mayor importancia. Diferencias de tensión superficial entre puntos próximos alteran la transmisión de energía de la atmósfera al mar, haciéndola desigual y, por este hecho, aquellas diferencias locales se refuerzan a sí mismas, formándose las células de circulación convectiva (pág. 172) que están asociadas a las bandas alternativamente brillantes y mates que se ven tan frecuentemente en la superficie del mar. En las convergencias se acumulan las sustancias tensioactivas, la superficie del mar es mate y ligeramente ondulada, con olitas romas; en las divergencias, el agua es limpia, la superficie brillante y con olitas más agudas.

Las células de convección pueden ir asociadas con ondas internas [26, 64] (fig. 5-40). Al parecer, la relación se establece de forma que la faja mate, de tensión superficial más baja (el «slick»), que corresponde a una convergencia, se halla entre la cresta de una onda interna y la depresión que le sigue. En otras situaciones, la alternancia de convergencias y divergencias, denominadas también células de Langmuir, se ha explicado como el resultado de un viento que sopla según la dirección del eje de los «rodillos» de agua que giran en sentidos inversos [120, 121]; pero indudablemente pueden existir muchas causas que determinan la fragmentación de un agua tranquila en células con circulación [74, 105, 106].

Cuando las manchas mates o «slicks» no son alargadas, sino que aparecen fragmentadas y más o menos poligonales, las convergencias son reticuladas (puede verse espolvoreando con azufre) y las divergencias forman manchas discontinuas en el centro de las mallas de aquel retículo [74] según un principio de organización de sistemas heterogéneos que está muy generalizado (pág. 839). Se comprende que un sistema de celdillas sin dimensión predominante, como las que se forman en un agua que se enfría (pág. 18), puede convertirse en celdillas alargadas o lineares por la acción del viento. La circulación hacia abajo, en las convergencias, puede ser de 3 a 5 cm s^{-1} [106]. Esta organización de la superficie del mar tiene gran importancia en la biología del plancton: muchos organismos tienden a acumularse bajo las convergencias (pág. 840), de manera pasiva, activa o mixta.

Efectos directos del movimiento del agua sobre los organismos

El agua, al moverse, transporta a los organismos que se hallan en suspensión en su seno, y ejerce un esfuerzo sobre los organismos fijos o posados sobre el fondo, por lo que puede arrancarlos o trasladarlos.

Transporte. Los sistemas de corrientes marinas llevan consigo a numerosos animales pelágicos. Para algunas especies significa que van a parar a un área de expatriación (pág. 241) en la que siguen viviendo, pero donde ya no se reproducen; así la corriente del Golfo lleva salpas, el copépodo *Rhincalanus nasutus* y cirrípedos del género *Lepas* adheridos a objetos flotantes desde las aguas cálidas hasta las costas de Noruega y, a su vez, con otras corrientes, formas árticas *(Oikopleura vanhoffeni, Limacina helicina)* alcanzan las costas atlánticas de Norteamérica. Los ríos arrastran al mar gran número de algas que siguen un tiempo con vida, pero sin multiplicarse ya.

Son muchas las especies que tienen organizado su ciclo vital en adaptación a las corrientes. La migración vertical del zooplancton permite aprovechar, con un esfuerzo pequeño, las grandes posibilidades de transporte ofrecidas por la circulación marina (pág. 715). El plancton que permanece gran parte de su tiempo en aguas profundas, puede explorar y explotar sucesivamente distintas manchas de agua superficial. En sentido horizontal, animales asociados a grandes vórtices pueden explotar unos tras otros pequeños vórtices periféricos, como ocurre con los túnidos (fig. 22-18). Semejantes migraciones regulares se pueden reflejar en la estructura demográfica o distribuciones por edades dentro de la población. Así se han interpretado los gradientes en las tallas de especies de peces batipelágicos a lo largo de corrientes del Pacífico [33].

El transporte puede ser especialmente importante en la época de cría: las larvas de ostra son dispersadas por las corrientes hasta más de 50 km, la vida larval del crustáceo *Emerita* dura 4 ó 5 meses y durante este tiempo pueden reco-

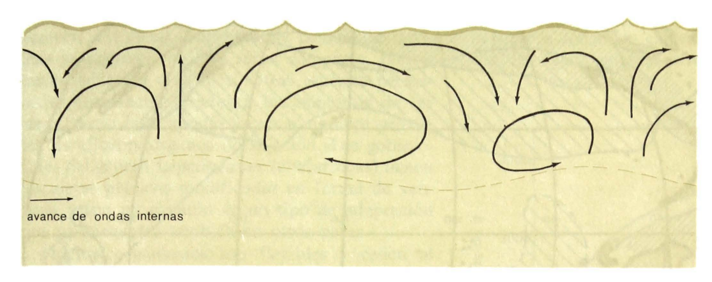


Figura 5-40 *Sección vertical a través de un sistema de convergencias y divergencias (circulación de Langmuir) en el mar. Este sistema puede estar asociado con viento que, en el hemisferio Norte, estaría dirigido hacia la página.*

rrer por lo menos 350 km. En las especies de peces que frezan en áreas limitadas, la acción de arrastre del viento sobre las aguas superficiales puede ser decisiva para la supervivencia de una clase anual, según que lleve las larvas a unos o a otros lugares más o menos favorables (Cushing, Walford). Así se comprende que se sincronice la cría con ciertos acontecimientos hidrográficos apropiados, como ocurre con los clupeidos, que frezan después de la destrucción de la termoclina y cerca de áreas donde, por la influencia del agua dulce, se tiene un tipo de circulación tal que dispersa las larvas hacia zonas de producción planctónica elevada. Los seres bentónicos que viven junto a islas, si producen larvas pelágicas suelen concentrar su actividad reproductora cuando las aguas convergen, lo cual se ha interpretado como una adaptación para evitar su dispersión a aguas muy profundas, donde morirían (Islas Bermudas) [10].

El transporte en la misma superficie tiene características especiales. Cianofíceas aligeradas por vacuolos de gas y otros organismos flotantes se acumulan en las convergencias o contra las orillas de los lagos hacia las que sopla el viento. Los sargazos flotantes en alta mar forman filas más o menos paralelas, orientadas según células de Langmuir. Los sifonóforos neustónicos *Physalia* y *Velella,* avanzan y derivan bajo la acción del viento, y en cada especie hay dos morfos simétricos, uno que deriva hacia la derecha y el otro hacia la izquierda. Es más probable que las formas que derivan hacia la izquierda arriben a las costas cuando las poblaciones aparecen asociadas con circuitos anticiclónicos en el hemisferio Norte; las que derivan hacia la derecha se concentrarían en el centro de los anticiclones, en la convergencia subtropical (fig. 5-41). Es indudable que si los circuitos de circulación marina son persistentes, pueden constituir un elemento importante de aislamiento de distintas formas genéticas (página 280).

Las corrientes ascendentes tienen efecto indirecto al promover la fertilidad de las capas superiores, aspecto que ya se considera ampliamente en otros lugares (págs. 189 y 831). Pero en algunos casos realiza además un transporte directo de animales: en algunas localidades mediterráneas (Riviera, Sicilia) se presentan fuertes corrientes o mezcla ascendente, que llevan hasta la superficie y, en ocasiones, lanzan a las playas, animales batipelágicos, como los crustáceos *Pasiphaea* y los peces *Maurolicus* y *Argyropelecus* [110, 111]. Ya se ha mencionado la ascensión de elementos del plancton de lagos hasta la superficie acompañando a desviaciones de la termoclina (pág. 198).

Olas. El efecto de las olas es múltiple; obstaculizan el desarrollo de un neuston y la existencia de organismos pequeños que deben acudir a respirar a la superficie.

La transmisión turbulenta del movimiento permite a animales situados en el seno del agua reconocer las pequeñas olas superficiales y determinar la posición de la causa de la perturbación, que puede ser una presa. Es otro ejemplo de utilización de ondas longitudinales de poca frecuencia, posibilitado por la línea lateral de los peces *(Fundulus)* [98]. Los girínidos y otros insectos muestran igual aptitud.

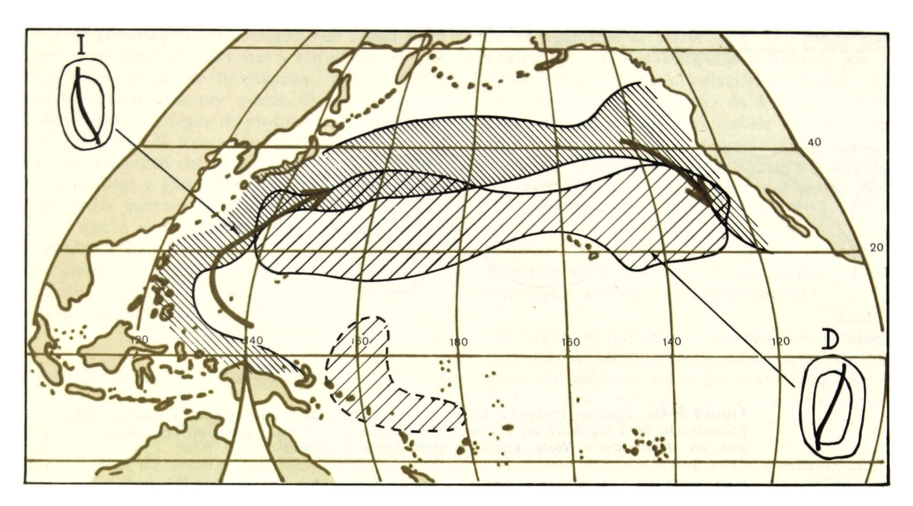


Figura 5-41 *Distribución, en el Pacífico, de las dos formas, diestra (D) y siniestra (I) del celentéreo neustónico* Velella lata. *La forma que deriva a la izquierda bajo la acción del viento, es más común en la zona izquierda o externa del gran torbellino que gira como las agujas del reloj. (Según A. I. Savilov, Trudy Inst. Okeanol., 45:223-239, 1961.)*

Pero lo más importante es la acción mecánica de las olas sobre los organismos de la costa. Existe un efecto mecánico de impacto o presión, que puede alcanzar 2 y hasta 3 kg cm^{-2}; pero quizá el esfuerzo transverso de cizalla sea más efectivo como agente de selección. La intensidad y dirección de este esfuerzo varían localmente (figura 5-42) [89] y de manera continuada. Sobre un fondo desmenuzado (arena) los movimientos del agua realizan un transporte parcial de los materiales; para cada velocidad de la corriente —que varía de seguido y de un punto a otro— hay una dimensión mínima de los gránulos o cantos que garantizan su estabilidad en aquellas condiciones de agitación, y esta dimensión mínima es también la que admite una colonización permanente de su superficie por organismos. Los organismos que asientan sobre partículas menores quedan destruidos por roce con otros gránulos. A la vez, estas partículas minerales pequeñas, en movimiento, tienen efecto abrasivo sobre organismos mayores.

Las adaptaciones de los organismos son múltiples: las lapas *(Patella)* tienen la concha cónica y baja que adhiere con el pie y con gran fuerza sobre la roca (3,7 kg cm^{-2}); la concha ajusta perfectamente sobre las irregularidades de la roca, gracias al hábito de reposar siempre en el mismo lugar. Tal ajuste tiene, además, importancia al permitir conservar agua dentro de la cavidad paleal durante la bajamar, y el volumen de dicha reserva explica la utilidad de una forma más abombada en los individuos que viven en niveles más altos. Muchos otros moluscos tienen forma más o menos parecida a las lapas *(Chiton)*. Los cirrípedos balanoides sueldan su placa basal caliza a la roca con un cemento de propiedades verdaderamente extraordinarias. Los mejillones y otros lamelibranquios se sujetan por medio del biso, filamentos formados de un material con una alta resistencia a la tracción. En los estipes de algas el límite de resistencia a la tracción es de 30-45 kg cm^{-2}. No son raros los lamelibranquios que se adhieren a la roca por una amplia superficie. Tales son las ostras y *Anomyia* que se cementan por la valva izquierda y *Chama pellucida* por la derecha. Al mismo tipo de adaptación pertenecen los gasterópodos *Vermetus* y *Aletes*. Estos últimos animales pueden formar parte importante del margen de arrecifes coralinos.

Muchas especies excavan nichos en la roca, no sólo lamelibranquios *(Lithodomus, Pholas)*, sino también erizos de mar y gusanos. Si son animales grandes, es empresa que requiere tiempo, de modo que prácticamente sólo la emprenden especies de larga vida individual media (años). Algunos abren sus galerías en las conchas de otros animales *(Polydora)*. Otros animales se refugian en grietas.

Todos ellos mantienen su posición en la zona más o menos batida.

Algunos animales se dejan desprender y ruedan hasta otro lugar, como hacen diversos gasterópodos de concha redondeada *(Littorina, Nucella, Gibbula)*, o los nudibranquios desnudos que se mueven con el agua hechos una pelota. Las actinias se contraen en una masa compacta, fuertemente adherida a la roca. Otras especies permanecen firmemente sujetas a los hapterios de las algas, como las *Caprella* y otros animales provistos de eficaces órganos de sujeción. Los gobiesócidos del género *Lepadogaster* (chafarrocas) tienen las aletas pélvicas modificadas en forma de ventosas y son un ejemplo de un tipo de adaptación que se encuentra también en otros peces.

Muchos organismos son flexibles y ceden al movimiento del agua sin romperse, como un gran número de algas, *Sertularia* y otros hidroides, gorgonias, etc. La forma de crecimiento de las colonias se relaciona con el movimiento del agua y con el tipo de oscilaciones que impone, como se ve en el ejemplo de *Eunicella* (fig. 5-42). Hay una variación importante de las características mecánicas según cómo crecen los organismos y asimismo varía el esfuerzo que pueden absorber sin romperse los soportes. En *Eisenia* (feofícea) [15] hay diferencias locales en la elasticidad de los estipes y comportamiento general de la planta al esfuerzo del agua. Los hapterios de *Fucus vesiculosus* resisten mucho menos sobre conchas o cirrípedos que sobre roca firme, de modo que se manifiesta cierta regulación en el sentido de que, según sea el tipo de sustrato, las plantas no resisten el esfuerzo del mar al alcanzar cierta dimensión (figura 5-43) [7].

Junto a todas las exigencias mecánicas señaladas, las aguas agitadas ofrecen la indudable ven-

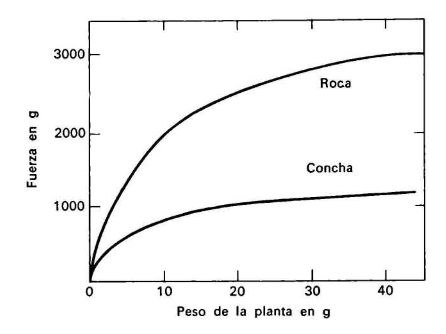


Figura 5-43 *Fuerza requerida, en gramos, para arrancar plantas de* Fucus vesiculosus, *de distinto tamaño, de un sustrato de roca o de conchas de cirrípedos. El tamaño de las plantas se expresa en gramos de peso húmedo o total. (Según Barnes y Topinka [7].)*

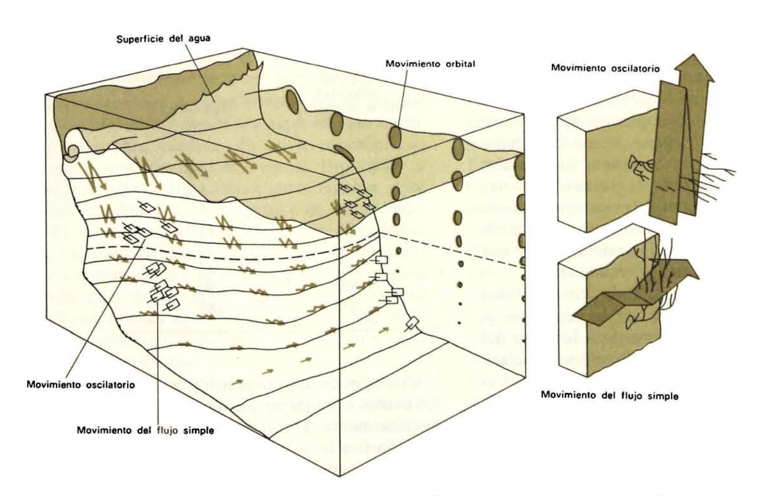


Figura 5-42 *Distribución del esfuerzo de las olas y de los tipos de corrientes generados en distintos puntos de una costa. En relación con ellos puede verse la orientación que adoptan en su desarrollo las colonias del antozoo* Eunicella. *(Según R. Riedl,* Helgol. wiss. Meeresunters., *10:155-186, 1964.)*

taja de una renovación constante y de intensificar la asimilación de las plantas. Las condiciones de competencia son tales que favorecen a los organismos capaces de conservar su localización.

Tanto las mareas como la agitación de las olas sientan las normas de colonización en las costas. Puesto que la intensidad de dichos factores mecánicos y otras características asociadas varían estrictamente según una dimensión vertical, no es de extrañar la rigurosa *zonación* de tipos biológicos que se manifiesta en la zona entre mareas [66, 83], donde las diferentes especies ocupan pisos o niveles superpuestos y definidos por la forma de actuar los factores indicados.

Aguas continentales corrientes

Las aguas fluyentes, los ríos, constituyen un tipo de ambiente que no tiene parangón en las aguas oceánicas. Las aguas corrientes plantean problemas ecológicos de mayor interés que los simplemente derivados de las características mecánicas del medio fluido [2, 3, 52].

En un río existen comunidades superpuestas: las del bentos y las suspendidas en el agua que, en gran parte, consisten en arrastres diversos procedentes de comunidades bentónicas situadas más arriba. Cada uno de estos subsistemas, según se sigue el curso del río, representa las etapas de una sucesión (pág. 766), es decir, existe una relación asimétrica entre tramos inmediatos del río, de modo que los de arriba influyen sobre los de abajo, pero no viceversa. Por otra parte, este mismo dinamismo da a las comunidades de los ríos un carácter fugaz, de modo que sus poblaciones se pueden considerar como sistemas adaptados a un medio muy inestable, que pueden aproximarse a cierto equilibrio, pero apenas como comunidades muy maduras. Y, sin embargo, los grandes ríos tropicales y subtropicales, de ancho cauce, con meandros y lagunas marginales que derivan de antiguos meandros cortados, forman sistemas ecológicos de una permanencia grande, mayor que la de los lagos de las regiones templadas.

El río se caracteriza por un flujo. La velocidad media del agua se relaciona con la pendiente y, de ordinario, decrece regularmente a lo largo del cauce, por lo que constituye un criterio de clasificación del río en tramos o segmentos, muy frecuentemente usado. La velocidad del agua guarda, en efecto, relación con las características de adaptación de los organismos. La velocidad de natación de los salmónidos es de 4 a 8 metros por segundo, la de los barbos y otros peces asociados a ellos, de 1 a 3 m s^{-1}, las carpas, tencas y otros ciprínidos de llano, nadan a 0,5 m s^{-1} aproximadamente. Con su capacidad natatoria se relacionan su morfología general y sus necesidades de oxígeno. Una clasificación muy usada de los ríos distingue regiones, caracterizadas respectivamente por salmónidos en los tramos altos y por ciprínidos en los tramos bajos, con o sin regiones intermedias a las que se pueden atribuir igualmente especies definidas [48]. Las mismas consideraciones pueden extenderse de los peces a otros grupos de organismos; es común que los de aguas de intensa corriente presenten adaptaciones similares a las de los animales de la costa sometidos igualmente a un intenso esfuerzo mecánico del agua. Los *Ancylus* parecen pequeñas lapas y muchas larvas de insectos y otros animales *(Rhithrogena, Ecdyonurus, Epeorus, Prosopistoma,* estuches de *Molanna, Crenobia,* pupas de simulíidos, etcétera) son aplastados y con los bordes del cuerpo en bisel. Sin embargo, para algunas especies, la interpretación de tal conformación es ambigua: lo mismo puede tratarse de una adaptación a esconderse bajo las piedras durante el día, que a reducir los remolinos que podrían desprender al animal del sustrato.

Los fragmentos de rocas que constituyen el lecho del río han de guardar cierta relación de tamaño con la corriente máxima: si son más pequeños de una dimensión mínima son arrastrados y probablemente fragmentados, con lo que se trasladan aún con más facilidad aguas abajo (tabla 5-8).

Tabla 5-8
Dimensión mínima de los materiales en relación con la velocidad del agua.

Velocidad de la corriente, cm s^{-1}	Diámetro, mm
10	0,2
25	1,3
50	5
75	11
100	20
150	45
200	80
300	180

Existe, pues, una dimensión a partir de la cual los cantos o guijarros pueden ser colonizados permanentemente. Si son de tamaño muy pequeño en relación con la velocidad máxima que la corriente alcanza alguna vez en un período conmesurado con el de la vida de los individuos de una especie, ésta no podrá persistir, porque las piedras se moverán y triturarán a los seres adheridos. A este efecto limitante se añade otro de erosión por parte

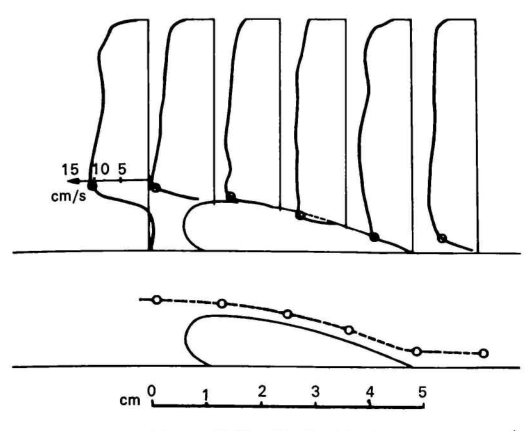


Figura 5-44 *Distribución del flujo, en un modelo experimental, alrededor de un objeto que simula una piedra, estimada por registro fotográfico de partículas en suspensión en el agua fluyente. Arriba, distribución de las velocidades, a escala; abajo, distribución de la capa límite, donde la velocidad cae bruscamente desde su valor medio a casi anularse. (Según Ambühl*[3].)

de las partículas finas (arena) que son proyectadas como un abrasivo sobre la parte basal del guijarro y sus eventuales pobladores. Este fenómeno se refleja claramente en la distribución de los organismos sobre los cantos de los ríos y sobre las rocas inmediatas a playas marinas.

El flujo de un río nunca es uniforme ni laminar. El límite en el que pasa a turbulento se define por una expresión de Reynolds, y ordinariamente dicho límite es superado en todas las aguas dulces, excepto en aquellas situaciones en las que una película muy delgada de agua resbala continuamente sobre piedras, en cuya superficie se desarrolla una comunidad especial *(higropétrica* o madícola) de la que forman parte muchas algas y larvas de dípteros, tricópteros y de otros insectos. El límite para el paso a régimen turbulento, para un tubo de 1 cm de diámetro, se alcanza para velocidades del agua de 18 cm s^{-1}, y para un tubo de 1 m de diámetro, para una velocidad de 1,8 mm s^{-1}. El agua turbulenta muestra variaciones locales e irregulares en la dirección y velocidad de movimiento.

La capa de agua próxima al límite sólido del cauce tiene una velocidad muy inferior a la del resto. Se puede definir una capa límite según algún criterio, por ejemplo, allí donde la velocidad se reduce a la mitad o donde la velocidad decrece más rápidamente. El espesor de esta capa es de 1 a 3 mm (fig. 5-44) y es claro que los organismos que viven y se mueven en ella se hallan en condiciones muy diferentes de si estuvieran inmersos en la corriente propiamente dicha. Sin embargo, tan pronto como abandonan aquella delgada película, pueden ser arrastrados. Por otra parte, el espesor de la capa límite varía localmente, según la forma y exposición de los cantos o guijarros. Es más gruesa sobre superficies irregulares. No sólo se reduce el flujo, sino que la dirección del mismo llega a invertirse en algunas situaciones, como, por ejemplo, delante de un obstáculo que sobresale del fondo, a los lados de un canal que se dilata aguas abajo, en cubetas marginales, etc. Es decir, hay puntos en que el agua se mueve realmente río arriba. Estas características se incrementan artificialmente en la construcción de las llamadas «escaleras para peces» en las obras hidráulicas.

El tema de la persistencia de poblaciones en un río ha de enfocarse como un problema probabilista y de manera semejante al de la conservación de poblaciones planctónicas. En cualquier perfil transverso del río se puede asignar a los individuos de cada especie cierta probabilidad de ser arrastrados aguas abajo. Esta probabilidad depende de la velocidad del agua, de la localización precisa de los individuos y de sus adaptaciones a sujetarse a las piedras. La probabilidad puede ser bastante diversa en lugares muy vecinos. Se ven, a veces, larvas de insectos u otros animales concentrados en manchas pequeñas y definidas, pero ausentes en puntos próximos. Sin embargo, estas distribuciones no se deben atribuir siempre a un arrastre selectivo, sino que pueden existir otras

causas. Las larvas de *Simulium*, por ejemplo, se acumulan donde fluye más agua rica en partículas en suspensión, y, probablemente, donde la corriente es, además, lo bastante intensa para no permitir el acceso a los depredadores de las larvas de *Simulium* (principalmente larvas de otros insectos), pero dejando subsistir a los propios *Simulium* (fig. 14-9). Los animales que mantienen una localización fija en el río están en condiciones de explotar los organismos que derivan con el agua.

En ciertos casos, la pérdida o arrastre de individuos está como supuesta o implícita en el plan de vida de la especie; pero se compensa con un movimiento aguas arriba de la misma población en otra fase de la vida, como en los insectos adultos (efemerópteros, etc., pág. 730), o bien en las larvas gloquidio de los lamelibranquios, que parasitan peces y, con éstos, se mueven a tramos superiores del río. Semejante *ciclo de colonización* (fig. 22-17) es menos necesario en los organismos de ríos lentos. Muchos lamelibranquios de ríos tropicales no dan gloquidios; coleópteros e hidrá-



Figura 5-46 *Tubo construido por la larva del tricóptero* Macronema, *de la región del Amazonas. El agua entra por el orificio de la derecha (flecha) y sale por el de la izquierda; el tubo está seccionado para permitir ver el filtro o red que retiene las partículas. La larva habita el divertículo inferior. (Según W. Sattler,* Arch. Hydrobiol., *59:26-60, 1963.)*

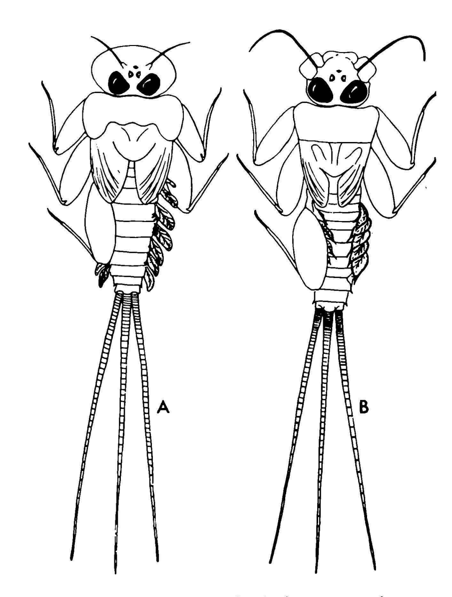


Figura 5-45 *Convergencia de forma entre larvas reófilas de distintos efemerópteros. A,* Ecdyonurus forcipula, *de Europa; B,* Leptophlebiidae *no identificado, de Chile. La supresión de la tercera pata derecha en las dos larvas permite ver mejor las seudobranquias. (Según J. Illies,* Verh. Intern. Ver. Limnol., *14:517-523, 1961.)*

caros al parecer no tienen ciclos de colonización tan marcados como efemerópteros y tricópteros, aunque es posible que en los ácaros el transporte por insectos voladores tenga cierta importancia. En los animales nadadores, la tendencia a moverse contra la corriente, basada en reflejos que tienden a mantener ciertas imágenes en la retina, es otra adaptación que tiene el mismo sentido de evitar la pérdida de individuos de la población.

Las adaptaciones más importantes a la vida en las aguas corrientes son morfológicas y algunas se han mencionado ya. Los silúridos de río se refugian entre las piedras y algunas especies del centro de Asia y de América *(Thoburnia)* muestran dispositivos de sujeción muy perfeccionados, parecidos a los de diversos renacuajos fluviales. Las larvas de los dípteros blefarocéridos poseen una fila ventral de ventosas. Las de simulíidos secretan una almohadilla de seda, a la que luego se adhieren con ganchitos (fig. 14-9). Las larvas del díptero *Rheotanytarsus* viven dentro de tubos prismáticos pegados a musgos. Las larvas reófilas de tricópteros habitan estuches lastrados por piedrecitas o anclados por palitos salientes. Algunas larvas construyen residencias muy complejas, con pisos de diferente función, como las del lepidóptero *Aulacodes periboscalis* y las del tricóptero *Agapetus fuscipes* (fig. 5-46). Las adaptaciones son muy manifiestas cuando se comparan especies de un mismo grupo, parte de las cuales viven en aguas estancadas y otras en aguas corrientes. Los hidrácaros de las aguas corrientes son pequeños y con las patas y sus uñas adaptadas a sujetarse a los musgos. Los ostrácodos típicos de aguas fluyentes no tienen sedas nadadoras en las antenas posteriores, de modo que la acción de las sedas de las antenas anteriores, al no tener antagonistas, los comprime sobre el fondo (página 280).

La corriente, según su intensidad, puede influir sobre la forma de los individuos de una misma especie, si ésta es plástica. En las algas, en general, la renovación del agua representa una mayor nutrición; y las formas de crecimiento que resultan pueden ser características: una ramificación más densa en *Cladophora,* masas más o menos hemisféricas en *Vaucheria* y otros géneros, etc. Las algas mencionadas, al crecer intensamente, suelen depositar carbonato cálcico que da más compacidad a sus agrupaciones. El crecimiento de briozoos y esponjas es muy sensible a la corriente, de forma que resultan colonias compactas en aguas corrientes y ramificadas en las más lentas. Los lamelibranquios de las aguas de mayor velocidad quedan más pequeños y redondeados, sin ángulos tan marcados en el borde de la concha, mientras que las formas de aguas más lentas tienen frecuentemente la concha más prolongada y, a veces, con la parte posterior oblicuamente saliente hacia abajo.

Se conoce poco la distribución de velocidades de flujo del agua sobre los organismos y el efecto que puedan tener sobre ellos los torbellinos que eventualmente se formen. Las náyades de *Baetis* se encuentran en aguas corrientes, junto con las de otros efemerópteros de forma aplastada sobre el sustrato; pero aquéllas se elevan sobre sus patas y, sorprendentemente, no parece que soporten un riesgo mucho mayor de ser arrastradas. El flujo puede determinar orientaciones preferidas según la forma de los animales: se supone que la orientación seleccionada es la que hace mínima la resistencia. El cuerpo de una trucha multiplica su resistencia a la corriente por 1,7 si la corriente viene por detrás, y las náyades del efemeróptero *Chirotonetes,* si se invierte la orientación habitual de su cuerpo, multiplican su resistencia por 1,8 [117].

Bibliografía

1 Alexander, R. McN.: *Functional design in fishes.* Hutchinson Univ. Library, London, 1967.
2 Ambühl, H.: *Schweiz. Z. Hydrob.,* 21: 133-264, 1960.
3 Ambühl, H.: *Schweiz. Z. Hydrob.,* 24: 353-484, 1962.
4 Babenzien, H.-D. y Schwartz, W.: *Limnologica,* 7: 247-272, 1970.
5 Bainbridge, R.: *J. exper. Biol.,* 35: 109-133, 1958.
6 Bainbridge, R.: *J. exper. Biol.,* 37: 129-153, 1960.
7 Barnes, H. y Topinka, J. A.: *Amer. Zool.,* 9: 753-758, 1969.
8 Baudoin, R.: *Bull. Biol. France Belgique,* 89(1): 16-164, 1955.
9 Blügthgen, J.: *Allgemeine Klimageographie.* Walter de Gruyter, Berlin, 1966.
10 Boden, B. P.: *Nature,* 697-699, 1952.
11 Brooks, J. L.: *Nat. Acad. Sci.,* 33: 141-148, 1947.
12 Busnel, R. G. edit.: *Acoustic Behaviour of Animals.* Elsevier, Amsterdam, 1963.
13 Busnel, R. G. edit.: *Acoustic communication.* En *Animal communication,* edit. Sebeok, Indiana Univ. Press, Bloomington, 1968.
14 Busnel, R. G. y Dziedzic, A.: *Ann. Inst. Océanogr.,* 46(2): 79-144, 1968.
15 Charters, A. C., Neushul, M. y Barilotti, C.: *Proc. Intl. Seaweed Symp.,* 6: 89-105, 1969.
16 Clarke, M. R.: *Nature,* 228: 873-874, 1970.

17 Coker, R. E., Millsaps, V. y Rice, R.: *Brook. Entomol. Soc.*, 31(3): 81-85, 1936.
17a Cone, C. D.: *Amer. Scient.*, (1962): 180-209.
18 Cooper, L. H. N.: *J. Mar. Res.*, 14: 347-362, 1955.
19 Cooper, L. H. N. y Vaux, D.: *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 28: 719-750, 1949.
20 Cox, R. A. y Smith, N. D.: *Proc. Royal Soc.*, A, 252: 51-62, 1959.
21 Cromwell, T. y Reid, J. L.: *Tellus*, 1: 94-101, 1956.
22 Cushing, D. H.: *Fish. Invest.*, London (S.2), 22(6): 1-40, 1959.
23 Dijkgraaf, S.: *Zeitsch. Vergl. Physiol.*, 34: 104-122, 1952.
24 Eckart, C.: *The Physics of Fluids*, 4(7): 791-799; *Contr. Scripps Inst. Ocean.*, 31 (1308), 1961.
25 Enright, J. T.: *Science*, 133: 758-760, 1960.
26 Ewing, G.: *J. Mar. Res.*, 9: 161-187, 1950.
27 Fish, M. P. y Mowbray, W. H.: *Sounds of Western North Atlantic Fishes*. John Hopkins Press, Baltimore & London, 1970.
28 Forel, F. A.: *Le Léman: Monographie Limnologique*, vol. 2, F. Rouge, Laussane, 1895.
29 Forsberg, E.: *Bull. Inter. Amer. Tropical Tuna Commission*, 14: 45-385, 1969.
30 Frasetto, R., Backus, R. H. y Hays, E.: *Deep-Sea Res.*, 9: 69-71, 1962.
30a Gold, A.: *Science*, 181: 275-276, 1973.
31 Gould, E.: *Proceed. Amer. Phil. Soc.*, 109(6): 352-360, 1965.
32 Gould, E., Negas, N. C. y Novick, A.: *J. Exptl. Zool.*, 156: 19-38, 1964.
33 Grandperrin, J. C. y Legand, M.: *Cah. ORSTOM, Ser. Oceanogr.*, 5(2): 69-78, 1967.
34 Gray, J. E.: *Biol. Bull.*, 105: 285-288, 1953.
35 Gray, J. E.: *The Locomotion of Fishes*, en *Essays in Marine Biology*. Oliver & Boyd, Edinburgh, 1953.
36 Gray, J. E.: *Animal Locomotion*. Weindelfeldt and Nicholson, London, 1968.
37 Greenwalt, C. H.: *Bird Song: Acoustic and Physiology*. Smithsonian Inst. Press. Washington, 1968.
38 Greig-Smith, P.: *J. Ecology*, 38: 320-344, 1950.
39 Griffin, D. R.: *Listening in the dark*. Yale Univ. Press, New Haven, 1958.
40 Griffin, D. R., McGue, J. J. G. y Grinnel, A. D.: *J. Expl. Zool.*, 152: 229-250, 1963.
41 Griffin, D. R., Friend, J. H. y Webster, F. A.: *J. Expl. Zool.*, 158: 155-168, 1965.
42 Hansen, W.: *Tides*, in *The Sea*, edit. Hill, vol. 1. Interscience Publ., New York, 1962.
43 Heezen, B. C., Ewing, M. y Menzies, R. J.: *Oikos*, 6: 170-182, 1955.
44 Hertel, H.: *Hydrodynamics of swimming and wave-riding dolphins*. En *The Biology of Marine Mammals*, edit. Andersen, Academic Press, New York & London, 1969.
45 Hidaka, K. y Ogawa, K.: *Records Ocean Work. Jap.*, 4(2): 124-169, 1958.
46 Hill, M. N., edit.: *The Seas*, vol. 1. Interscience Publ., New York, London, Stney, 1966.
47 Holdgate, M. W.: *J. Exper. Biol.*, 32: 591-617, 1955.
48 Huet, M.: *Schweiz. Z. Hydrol.*, 11: 332-351, 1949.
49 Hutchinson, G. E.: *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 96: 1-554, 1950.
50 Hutchinson, G. E.: *A Treatise in Limnology*, vol. I, J. Wiley & Sons, New York, 1957.
51 Hutchinson, G. E. y Löffler, H.: *Proc. Nat. Acad. Sci. Was.*, 48: 84-86, 1956.
52 Hynes, H. B. N.: *The ecology of running waters*. Univ. Toronto Press, 1970.
53 Ichiye, T.: *Oceanic Turbulence*. Ocean. Inst., Florida Sta. Univ., 1962.
54 Jahn, T. L., Harmon, W. M. y Landman, M.: *J. Protozool.*, 10: 358-363, 1963.
55 Johnson, C. G.: *Migration and dispersal of insects by flight*. Methuen & Co., London, 1969.
56 Kellog, W. N.: *J. Acoust. Soc. Amer.*, 31(1): 1-6, 1959.
57 Kellog, W. N.: *Porpoises and sonar*. Univ. Chicago Press, 1961.
58 Kellog, W. N. y Kohler, R.: *Science*, 116: 250-252, 1952.
59 Knaurs, J. A.: *Tellus*, 2: 234-237, 1957.
60 Knight-Jones, E. W. y Morgan, E.: *Oceanogr. Mar. Biol., A. Rev.*, 4: 267-299, 1966.
61 Knowlton, R. E. y Moulton, J. M.: *Biol. Bull.*, 125: 311-331, 1963.
62 Köppen, W.: *Grundriss der Klimakunde*, Berlin y Leipzig, 1931.
63 Lacombe, H. y otros (MEDOC): *Nature*, 227: 1037-1040, 1970.
64 La Fond, A. C.: *Navy Electr. Labor., Rep.*, 937: 1-35, 1959.
65 Lane, R. K.: *J. Fish Res. Bd. Canada*, 20: 939-967, 1963.
66 Lewis, J. R.: *The Ecology of rocky shores*. The English Univ. Press, London, 1964.
67 Lipps, J. H.: *Geol. Soc. Amer.*, 2(7): 607-608, 1970.
68 Lipps, J. H.: *Evolution*, 24: 1-22, 1970.
69 Löffler, H.: *Sitzb. Österr. Akad. Wiss. Mathem. naturw. Kl.*, 1(2): 1-33, 1958.
70 Longuet-Higgins, M. S.: *Proc. Royal Soc.*, A, 265: 286-315, 1962.
71 Lowry, W. P.: *Weather and Life*. Academic Press, New York and London, 1969.
71b Lumby, J. R.: *Fish. Invest.*, 2(20,2): 1-12, 1955.
72 Lumby, J. R. y Folkard, A. R.: *Bull. Inst. Oceanogr. Monaco*, 1080: 1-19, 1956.
73 Margalef, R.: *Helgoländer Wiss. Meeres.*, 15: 548-559, 1967.
74 McLeish, W.: *Deep-Sea Res.*, 15: 461-469, 1968.
75 Medway, Lord: *Nature*, 184: 1352-1353, 1959.
76 Medway, Lord: *Ibis*, 104: 45-66, 228-245, 1962.
77 Meinertzhagen, R.: *Ibis*, 97: 81-117, 1955.
78 Mortimer, C. H.: *Schweiz. Z. Hydrol.*, 15: 94-151, 1953.
79 Moulton, J. M.: *Biol. Bull.*, 119: 210-233, 1960.
80 Nagata, Y.: *J. Mar. Res.*, 28: 1-16, 1970.
81 Nanniti, T.: *J. Ocean. Soc. Japan*, 23: 86-87, 1967.
82 Naumann, G. y Pierson, W. J.: *Principles of Physical Oceanography*. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, N. Jersey, 1966.
83 Newell, R. C.: *Biology of intertidal animals*. Logos Press, London, 1970.
84 Norris, K. S.: *Whales, Dolphins and Porpoises*, Univ. California Press, Berkeley, 1966.
85 Norris, K. S.: *The echolocation of marine mammals*. En *The Biology of Marine Mammals*, edit. Andersen. Academic Press, New York and London, 1969.
86 O'Brien, J.: *Inv. Pesq.*, 35: 331-350, 1971.
87 Okubo, A.: *J. Ocean. Soc. Jap.*, 20 ann. vol., 286-320, 1962.
88 Pingle, J. W. S.: *Endeavour*, 15: 68-72, 1956.
89 Riedl, R.: *Biologie der Meereshöhlen*, Paul Parey, Hamburg & Berlin, 1966.

90 Ronkin, R. R.: *Biol. Bull.*, 116: 285-293, 1959.
91 Rosenzweig, M. R., Riley, D. A. y Krech, K.: *Science*, 121: 600, 1955.
92 Rothschild, L.: *Sperm energetics*. En *The Cell and the Organism*, edit. Ramsay Wigglesworth, Cambridge Univ. Press, 1961.
93 Rumney, G. R.: *Climatology and the World's Climates*. MacMillan Co., New York, 1968.
94 Saint-Guily, B.: *Deep Sea Res*, 9: 199-208, 1962.
95 Salt, G.: *J. Ecology*, 42(2): 376-423, 1954.
96 Sayer, H. J.: *Nature*, 194: 330-336, 1962.
97 Schink, D. R.: *Geochem. et Cosmochim Acta*, 31: 987-999, 1967.
98 Schwartz, E. y Hasler, A. D.: *J. Fish. Res. Bd. Canada*, 23: 1331-1352, 1966.
99 Schwoerbel, J.: *Forsch. Zool.*, 20: 173-206, 1969.
100 Sebeok, T. A. edit.: *Animal Communication*. Indiana Univ. Press, Bloomington & London, 1968.
101 Shaw, R. H. edit.: *Ground level climatology*. AAAS, Washington, 1967.
102 Smayda, T. S.: *Oceanogr. Mar. Biol., Ann. Rev.*, 8: 353-414, 1970.
103 Stommel, H.: *Science*, 139: 572-576, 1963.
104 Stommel, H.: *The Gulf Stream*. Univ. Calif. Press. 2.ª ed., 1965.
105 Sullivan, P. J., Hale, A. M. y Csanady, G. T.: *Baie du Doré Report 1965. Great Lakes Institute Univ. Toronto*, Report n.° PR 26, 1965.
106 Sutcliffe, W. H., Baylor, E. K. y Menzel, D. W.: *Deep. Sea Res.*, 10: 233-243, 1963.
107 Tavolga, W. N. edit.: *Marine Bioacoustics*. Pergamon Press, New York, 1964.
108 Thomas, E. A.: *Schweiz. Z. Hydrol.*, 11: 527-545, 1949.
109 Thomas, E. A.: *Wasser u. Energiewirtschaft*, (1951), 10: 12, 1951.
110 Torchio, M: *Publ. Staz. Zool. Napoli*, 32 supl.: 185-188, 1962.
111 Torchio, M.: *Natura*, 59(2): 60-75, 1968.
112 Tully, J. P.: *J. Fish. Res. Bd. Canada*, 21: 941-970, 1964.
113 Tully, J. P.: *Trans. R. S. Cam.*, 3(4): 337-366, 1965.
114 Ufford, C. W.: *Trans-Amer. Geophys.* Union, 28: 96-101, 1947.
115 Vlymen, W. J.: *Limnol. Oceanogr.*, 70: 348-356, 1970.
116 Waloff, Z.: *The upsurges and recessions of the desert locust plage: an historical survey*. Antilocust Res, Centre, London, 1966.
117 Welch, P. S.: *Limnology*. McGraw-Hill, New York & London, 1935.
118 Whipple, G. C.: *Amer. Natur.*, 32: 25-33, 1898.
119 Wiesner, C. J.: *Hydrometeorology*. Chapman and Hall, Ltd., London, 1970.
120 Winge, O.: *Rep. Danish Ocean, Exped.*, 1908-1910, 1923.
121 Woodcock, H. H.: *J. Mar. Rev.*, 5: 196-205, 1944.
122 Woods, J. D.: *Deutsch. Hydrog. Zeitschr.*, 21: 106-109, 1968.
123 Wyrtki, K.: *Anstr. J. Mar. Fresch. Res.*, B(3): 217-225, 1962.
124 Wyrtki, K.: *Bull. Scripps. Inst. Ocean*, 8(4): 313-346, 1963.
125 Wyrtki, K.: *Fish. Bull.*, 63(2): 355-372, 1964.
126 Yoshida, K.: *Rec. Oceanogr. Work Japan*, 2: 85-87; 4: 186-192, 1958.
127 Yoshida, K.: *J. Oceanogr. Soc. Japan*, 15: 159-170, 1959.
128 Yoshimura, S.: *Jap. J. Astr. Geophys.*, 13: 61-120, 1936.
129 Ziegenbein, J.: *Deep-Sea Res.*, 17: 867-875, 1970.
130 Zobell, C. E. y Oppenheimer, C. H.: *J. Bacteriol.*, 60 (6), 1950.